Aus der Parasitologischen Abteilung des Zoologischen Instituts
der Universität Bonn. Direktor: Prof. Dr. Reichensperger

Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (Plodia interpunctella)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

von

Klothilde Müller

aus Münstermaifeld

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1938

Aus der Parasitologischen Abteilung des Zoologischen Instituts
der Universität Bonn. Direktor: Prof. Dr. Reichensperger

Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (Plodia interpunctella)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt von der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

von

Klothilde Müller

aus Münstermaifeld

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.
Leipzig 1938

Gedruckt mit Genehmigung der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D 5

Sonderabdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie", Abt. A
Band 151, Seite 192—242. 1938
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig

Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (*Plodia interpunctella*).

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung S. 192. — II. Material und Methoden S. 193. — III. Wachstum und Bildung des Eies in der Ovariole S. 195. — a) Eizellenwachstum S. 195. — b) Eihüllenbildung S. 198. — IV. Eireifung und Befruchtung S. 205. — V. Keimblätterbildung S. 209. — a) Blastodermbildung S. 209. — b) Embryonalhüllenbildung S. 213. — c) Formveränderungen des Keimstreifens S. 214. — d) Differenzierung des Keimstreifens S. 217. — VI. Organanlage S. 222. — a) Darmbildung S. 222. — b) Bildung der MALPIGHIschen Gefäße S. 227. — c) Entstehung des Nervensystems S. 229. — VII. Blastokinese S. 231. — VIII. Beitrag zur Biologie der Dörrobstmotte S. 233. — IX. Zusammenfassung S. 238. — Schrifttum S. 239.

I. Einleitung.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Lepidopteren sind bisher fast nur an Großschmetterlingen gemacht worden. Die letzte große zusammenfassende Darstellung der Entwicklungsgeschichte eines solchen(*Pieris*) hat EASTHAM gegeben (1928—1931). In der vorliegenden Arbeit soll die Embryonalentwicklung eines Kleinschmetterlings, der Dörrobstmotte *Plodia interpunctella*, untersucht und in Parallele zu der gleichläufigen Entwicklung beim Großschmetterling gestellt werden.

Pl. interpunctella gehört zu der Familie der Zünsler (Pyraliden). Sie stammt aus wärmeren Klimaten (Indian Meal Moth) und ist vor nicht allzulanger Zeit bei uns eingeschleppt worden. Wegen des großen Schadens, den ihre Raupen an den verschiedensten Lagerfrüchten anrichten, ist das Interesse weiter Entomologenkreise für diese Motte in den letzten Jahren ständig gewachsen.

Über die Dörrobstmotte sind bisher zwei größere Arbeiten erschienen. Davon ist die eine im Zoologischen Institut Bonn, Parasitologische Abteilung, von R. Lehmensick und R. Liebers (1938) abgefaßt worden; sie ist eine rein biologische und enthält die wichtigsten Daten aus dem gesamten Lebenszyklus dieses Speicherschädlings vom Ei bis zur Imago. Die andere Arbeit von M. Norris (1932) legt den Bau der Geschlechtsorgane morphologisch dar. Die vorliegende Arbeit soll nun die Entwicklungsgeschichte von *Plodia* behandeln.

Bei der Untersuchung der Großschmetterlinge war das Hauptinteresse auf die Bildung der Keimblätter und die des Mitteldarmes gerichtet, so bei Bobretzki (1878) *Pieris*, Tichomiroff (1879) *Bombyx*, Schwartze (1899) *Lasiocampa*, Toyama (1902) *Bombyx*, Schwangart (1905) *Endromis* und *Sphinx*, Hirschler (1905) *Catocala*, Huie (1918) *Eudemis*; Henson (1932) beschreibt für *Pieris* die Entstehung der verschiedensten Darmteile aus den einzelnen Keimblättern, Hatschek (1877) macht Angaben über die Organanlagen bei *Bombyx*. Eastham hat in drei aufeinanderfolgenden Arbeiten für *Pieris rapae* einen ziemlich umfassenden Beitrag sowohl zu den allerersten Entwicklungsstadien (1927—1930) wie auch zur Organanlage (1931) gegeben.

Aus der Entwicklungsgeschichte der Kleinschmetterlinge liegt eine größere Arbeit vor von Sehl (1931) über *Ephestia Kühniella*. Diese Arbeit hat fast rein entwicklungsphysiologischen Charakter. Sie stellt eine Wechselbeziehung fest zwischen der Form des stark ausgebildeten Keimhautblastems, der Art der Furchung und der Entstehung der Keimanlage. Im Anschluß daran enthält die Arbeit eine kurze Übersicht über die normale Entwicklung, die am lebenden Ei beobachtet wurde.

Ich habe bei *Plodia interpunctella* die Entwicklungsvorgänge vom Oocytenwachstum ab bis zur Blastokinese untersucht. Am Schluß der Arbeit sind einige kurze Notizen über biologische Beobachtungen beigefügt, die ich während der jahrelangen Zuchten gemacht habe.

II. Material und Methoden.

Die eigenartigen Gewohnheiten von *Plodia* bei der Eiablage, die von Lehmensick und Liebers (1938) als Brutpflegeinstinkte beschrieben worden sind, nutzte ich aus, um die für meine embryologischen Untersuchungen notwendigen genau datierten Eier zu erhalten.

Der Schmetterling zögert mit der Eiablage über die normale Präovipositionszeit hinaus, wenn er in einem vollständig glattwandigen Gefäß sitzt. Ist das Tier gezwungen, in dem Gefäß zu bleiben, so werden die sogenannten »Rolleier« abgestoßen, für die ich keinen Legeakt annehme, sondern vermute, daß die Motte diese Eier einfach verliert. Zudem besitzen diese Eier meist die Form von »Zitroneneiern«, die als Preßform angesehen werden muß. Erst wenn Kanten, Spalten oder Ritzen gefunden werden, beginnt die Motte mit der regulären Eiablage.

In gleichalten Zuchten schlüpften meist morgens die männlichen Tiere, mittags die weiblichen. Die Kopulation erfolgte am Spätnachmittag des gleichen Tages. (Die Männchen brauchen nach dem Schlüpfen eine etwas längere Zeit bis zur Kopulationsreife.) Die Präovipositionszeit dauert etwa 24 Stunden. Während dieser Zeit hielt ich die Tiere in glatten Glasgefäßen; 36—48 Stunden nach der Kopulation, also bei Überschreiten der Präovipositionszeit um 12 bis 24 Stunden, brachte ich stark zerknittertes Cellophanpapier, das vorher mit frischen Feigen bestrichen wurde, in den Glasbehälter. Nach dem Einbringen des Papiers begann das Weibchen unverzüglich mit der Eiablage. Diese dauerte mit kleinen Unterbrechungen ungefähr 1 Stunde. Nach der Eiablage wurde das Papier sofort entfernt und erst am nächstfolgenden Tag gegen Abend wieder erneuert. Dann erst begannen die Weibchen erneut wieder mit ihrer Eiablage.

Die Eier waren an dem Cellophan ohne weiteres sichtbar und bequem mit Wasser ablösbar. Zudem war es auf diese Weise möglich, die Eientwicklung bis zu dem jeweils gewünschten Stadium zu beobachten, ohne die Eier von der Unterlage ablösen zu müssen; denn das glasklare Cellophan beeinträchtigt in keiner Weise die Beobachtung der Embryonen durch die durchsichtige Eischale hindurch.

Zum Fixieren gebrauchte ich Carnoysche Flüssigkeit für Eier in allen Entwicklungsstadien; Susa verwendete ich vorzugsweise für die ersten Entwicklungsstadien etwa bis zur Blastodermbildung. Mit dem Fixierungsgemisch von Flemming arbeitete ich nur, wenn es auf die Untersuchung des Dotters ankam.

Die Eier färbte ich in 96%igem Alkohol, der als Zusatz 1% Eosin enthielt, vor. Nach der Behandlung in 100%igem Alkohol klebte ich die Eier auf einen feinen Celloidinfilm auf (siehe Martini 1925). Diese Methode wurde von Lehmensick in folgender Weise vereinfacht: Man stellt ein Lösungsgemisch her, bestehend aus Celloidin (8%), Alkohol (100%) und Äther im Verhältnis 1:1:1. Ein Tropfen dieser Lösung wird auf einem Objektträger ausgestrichen. Dann werden sofort die Eier daraufgebracht, da die Lösung sehr schnell zu einem feinen durchsichtigen Häutchen erstarrt. Damit die Eier sich nicht mehr ablösen können, muß der so hergestellte Film zuerst in einem Gemisch von Chloroform und 100%igem Alkohol, darauf in reinem Chloroform gehärtet werden. Hierbei können die Eier ausgerichtet werden, indem man den Erstarrungsprozeß des Films durch Beträufeln mit Äther verzögert. Die Entwässerung erfolgt im Ölgemisch; nach der Behandlung in Benzol werden die Filme vom Objektträger gelöst und in reinem Paraffin bei Unterdruck 1—2 Stunden gelassen.

Die geschilderte Methode, kleinste Objekte auf Celloidinfilme zu kleben, erwies sich auch deshalb als sehr praktisch, weil dabei so gut wie keine Eier verloren gingen und durch das Ausrichten der Eier nach irgendeiner Achse stets gute Querschnitte erzielt wurden. Um sagittale Längsschnitte zu machen, brachte ich die Eier aus dem 100%igen Alkohol sofort in Benzol und dann in reines Paraffin, in welchem ich sie einfach absinken ließ und nicht mehr umbettete. Sie orientierten sich von selbst derartig, daß die Embryonen mit ihren lateralen Flächen der Unterlage auflagen. Allerdings waren die Verluste an Eimaterial sehr groß; besonders ist die Überführung in Paraffin schwierig.

Zur Färbung verwendete ich hauptsächlich Heidenhain-Eisenhämatoxylin, für ältere Embryonen Delafield-Hämatoxylin und Azan. Die Zeichnungen sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat von mir angefertigt worden.

III. Wachstum und Bildung des Eies in der Ovariole.

a) Eizellenwachstum.

Plodia interpunctella besitzt die für die Lepidopteren allgemein konstante Anzahl von je vier Ovariolen, die dem paarigen Ovidukt büschelförmig aufsitzen (Norris 1932).

Die Größe einer Ovariole hängt von dem Alter des Schmetterlings ab. Bei einem frisch geschlüpften Weibchen, das soeben seine Flügel entfaltet hat, umfaßt eine Ovariole fünf, höchstens zehn Einheiten von Nähr- und Eikammern. In den ersten Stunden nach dem Schlüpfen ist das Wachstum der Ovariole sehr intensiv. Bei einem begattungslustigen Weibchen, ungefähr 6 Stunden nach Sprengen der Puppenhülle, ist die Anzahl der Oocyten in jeder Ovariole verdreifacht (15 bis 30 Oocyten). Nach diesem Zeitpunkt nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit ab. Vor der ersten Eiablage, also 24 Stunden nach der Kopulation, zählte ich in einer Ovariole 50 bis 60 Oocyten.

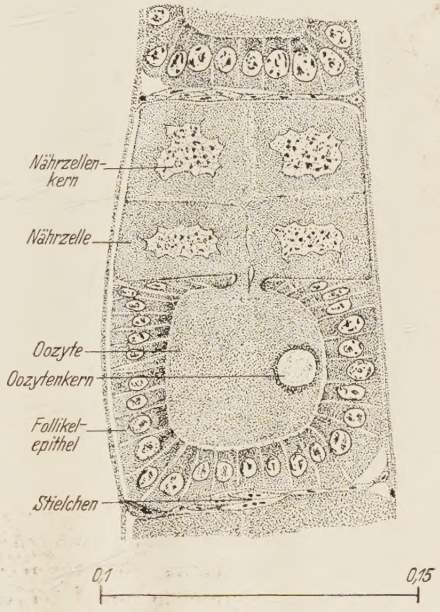


Abb. 1. Junge Oocyte mit ihren Nährzellen aus der Ovariole von *Plodia interpunctella* (4 μ; Azan; Carnoy).

Hinsichtlich ihres histologischen Aufbaues gehören die Eiröhren von *Plodia* dem polytrophen Typ an (Korschelt 1936, S. 34). Die Eibildung ist nutrimentär. Eine Gruppe von meistens vier Nährzellen bildet das Nährfach. Zu diesem gehört ein Eifach, bestehend aus einer Oocyte und seinem Follikelepithel. Von der Endkammer aus gesehen folgt das Eifach stets seinem zugehörigen Nährfach. Beide zusammen bilden eine Einheit. Jede einzelne Einheit ist von der nächstfolgenden durch eine dünne Zellschicht getrennt, die von der Ovariolenwand ausgeht und in ihrem Zentrum eine stark reduzierte Stielchenbildung aufweist (Abb. 1). Bereits in sehr jungen Wachstumsstadien, nach soeben beendeter Vermehrungsperiode, besteht eine offene Verbindung zwischen Ei- und Nährfach in Form eines Plasmastranges. Es besteht zunächst kein sichtbarer Unterschied in der Struktur des

Cytoplasmas der Nährzelle und der Struktur des Ooplasmas der Eizelle. Während der ersten Wachstumsperiode der Oocyte nehmen auch die Nährzellen an Größe zu; sie werden plasmareicher, ihr Kern vergrößert sich. Dabei wird das Cytoplasma heller und homogener; der Dotterstrom, den die Nährzelle in die Oocyte hineinsendet, wird intensiver und ist in der Eizelle als dunkelgefärbte Masse zu erkennen (vgl. Abb. 10). Die Kerne der Nährzellen verlieren zeitweise ihre glattrunde Form und erscheinen dann an den Rändern ein wenig ausgebuchtet (Abb. 1). Auf dem Höhepunkt der Nährtätigkeit zeigen sie Auflockerung und Zerfall ihrer Chromatinmasse, ein Zeichen beginnender Degeneration. Sie werden am Ende der ersten Wachstumsperiode von der Oocyte ebenso wie das Cytoplasma aufgenommen.

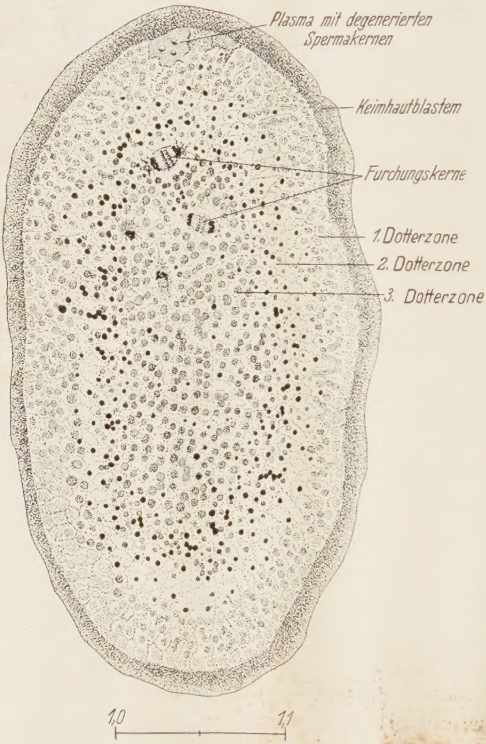


Abb. 2. Dotterverteilung im Ei von *Plodia interpunctella* (3 μ; Susa; HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylin; Gegenfärbung Eosin; Susa).

Die Oocyte ist stets plasmareicher als die Nährzellen. Ihr Kern, stets vollkommen rund, ist ein großes, helles Bläschen, das sich scharf gegen das Ooplasma absetzt. Amöboide Fortsätze, wellenförmige oder zackige Bildungen an seiner Oberfläche bestehen nicht. Er ist sehr arm an chromatischer Substanz, liegt seitlich im vorderen Bereich der Eizelle und vergrößert sich während der ganzen Wachstumsperioden sehr wenig. Das Wachstum prägt sich nur im Volumen der Oocyte aus, indem dieses durch Einlagerung von Nährsubstanz stark vergrößert wird. Dabei ändert das Ooplasma seine Struktur. Es wird infolge der Einlagerung von Fett und Eiweiß vakuolär.

Nach der ersten Wachstumsperiode, wenn die Nährzellen resorbiert sind, dauert jedoch das Wachstum der Eizelle an und ist an weiterer Größenzunahme derselben kenntlich.

In dem Dotter ist eine deutliche Aufteilung in drei Zonen zu erkennen, die sich bis in die ersten Furchungsteilungen hinein erhält (vgl. Abb. 2). Man unterscheidet eine Innenzone mit großen runden Elementen von heller Färbung, zwischen denen vereinzelt kleinere, dunkelgefärbte Kugeln liegen; dann folgt eine schalenförmige Zone kleiner Dotterelemente und zuletzt wieder eine Zone mit großen, hellen Bestandteilen, wie sie die Innenzone ausweist.

Metscherskaya (1931) hat die Wege der Ernährung der Oocyte in Insektenovarien physiologisch untersucht und den Charakter und die Leistung der Nährzellen festgelegt. Bei den Lepidopteren-Ovariolen findet sie, daß in der ersten Wachstumsperiode den Nährzellen ausschließlich die Ernährung obliegt und die assimilierten Stoffe als plasmatische Stränge in das Ei geführt

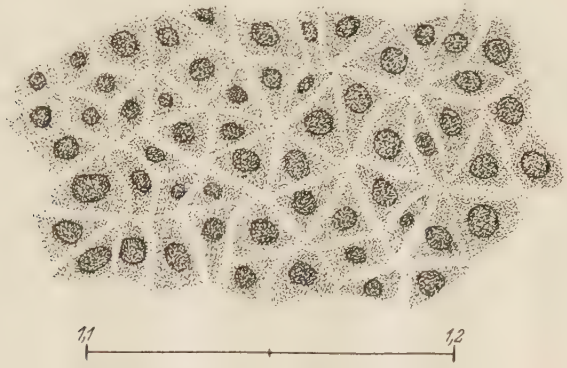


Abb. 3. Längsschnitt durch das Follikelepithel (3 μ; Carnoy; Azan).

werden. Die Follikelzellen sind in dieser Zeit passiv. Erst in der zweiten Wachstumsperiode, wenn die Nährzellen weitgehend resorbiert sind, werden sie aktiv und beteiligen sich an der Assimilation. Metscherskaya hat ferner nachgewiesen, daß in der ersten Wachstumsperiode von den Nährzellen hauptsächlich Fettsubstanz geliefert wird, während in der zweiten Wachstumsperiode und schon dann, wenn die Nährzellenkerne aufgenommen werden, hauptsächlich Eiweiße assimiliert werden.

Auf Grund dieser Versuche glaube ich, die Aufteilung der Dottermassen in drei Zonen folgendermaßen erklären zu können: Die Nährzellen liefern die mittlere Dotterzone und zuletzt, wenn auch ihre Kerne resorbiert werden, die innerste Dotterschicht. Die äußerste Schicht dagegen ist ein Produkt der Follikelzellen; sie entsteht in der zweiten Wachstumsperiode durch die assimilierende Tätigkeit der Follikelzellen. Die fortgeschrittene Chorionbildung bedeutet kein Hindernis für die Assimilation seitens der Follikelzellen (Korschelt 1891).

Ein Unterschied in der Struktur der Nährzellenkerne von *Plodia* und der Struktur der Nährzellenkerne von *Xanthia* und *Gonopteryx*, die METSCHERSKAYA untersuchte, besteht darin, daß bei *Plodia* die Nährzellenkerne stets ihre rundliche Form behalten und nur an den Rändern etwas eingebuchtet erscheinen: jene aber eine typisch lappige Form besitzen. METSCHERSKAYA bringt diese eigentümliche Form der Kerne in direkte Beziehung zu der assimilatorischen Tätigkeit der Zellen.

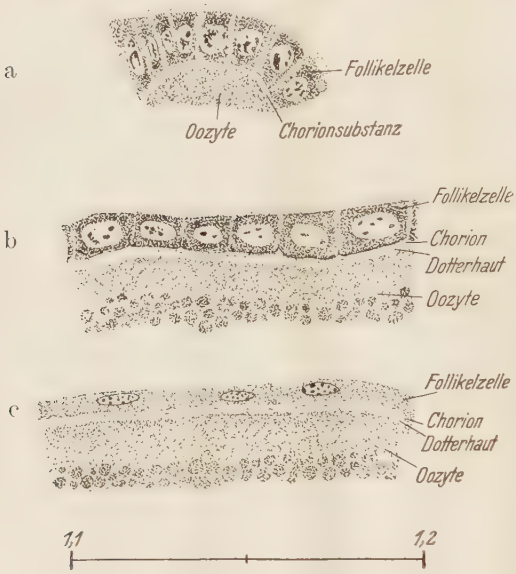


Abb. 4. Zellen aus dem Follikelepithel quergeschnitten (3 μ; Carnoy; H.E.H.).

In den ersten grundlegenden Untersuchungen über die Histologie der Insektenovarien von KORSCHELT (1891) wird immer wieder das Auftreten von lappigen Formen der Eizellenkerne hervorgehoben und in Beziehung zu der intensiven Nahrungsaufnahme gesetzt. Bei *Plodia* besteht eine Formveränderung der Eizellenkerne nicht. LEHMENSICK (1926) hat bei seinen Untersuchungen an Rädertieren ebenfalls keine Formveränderungen der Eizellenkerne gefunden.

b) Eihüllenbildung.

Im Verlauf des Oocytenwachstums werden bei *Plodia* zwei Eihüllen gebildet, das Chorion und die Dotterhaut. Die äußere Eihülle, das Chorion, wird in der ersten Wachstumsperiode von dem Follikelepithel gebildet. An der dem Ei zugekehrten Fläche sezernieren seine Zellen eine feine Substanz, die sich bei Azanfärbung blau färbt.

Die Follikelzellen haben prismatische Gestalt. Ihre Grundfläche ist meistens dreieckig, manchmal verzerrt viereckig. Die Kanten der Zellen treten stets in Gruppen zu mindestens fünf, häufig sogar bis zu neun zusammen. Abb. 3 stellt einen Flächenschnitt durch sehr junge Follikelzellen dar. In Schnitten durch Ovariolen mit jungen Entwicklungsstadien erweist sich die Basis der nun im Querschnitt rechteckig erscheinenden Follikelzellen kleiner als die Höhe. Mit dem Wachsen

der Eikammer nimmt die Basis der Follikelzellen an Länge zu und die Höhe ab. In Abb. 4 sind drei Phasen des Follikelepithels dargestellt; in Abb. 4a haben die noch jungen Zellen erst mit der Sekretion begonnen; in Abb. 4c sind Follikelzellen kurz vor der Vollendung der Chorionhülle gezeichnet.

Abb. 5. Chorionhülle mit Struktur von *Plodia interpunctella*.

Die Kerne der Follikelzellen sind groß und rund, das Cytoplasma färbt sich sehr dunkel. Im Endstadium degenerieren die Kerne. Von dem Zeitpunkt des Sezernierens ab zeigten die Kerne in meinen Schnittpräparaten nie Kernteilungsfiguren, es waren also keine Anzeichen einer Zellvermehrung vorhanden. Die Oberfläche nimmt mit dem Wachstum der Eizelle zu, darum müssen die sie umkleidenden Follikelzellen bei der herrschenden Zellenzahlbegrenzung gedehnt werden (vgl. Abb. 4). Die oben erwähnte Formveränderung der Epithelzellen ist damit erklärlich.

Die Chorionbildung erfolgt, während die Oocyte noch im Größenwachstum begriffen ist: weil das Chorion die Dehnung der Sekretionszellen mitmacht, muß seine Substanz plastisch sein und erst dann erhärten, wenn sie von den Ursprungszellen abgestoßen wird. Die Follikelzellen sezernieren die Chorionhülle während ihres ganzen Daseins. Sobald das Ei seine Legereife erreicht hat, gehen sie zugrunde; darum ist das Chorion Abdruck ihrer letzten Form. Die Oberfläche des Chorions läßt eine mehr oder weniger regelmäßige dreieckige Felderung erkennen, die durch den Verlauf von geschlängelten Leisten bedingt wird. Die Anordnung der Felderung ist so getroffen, daß die Ecken von je fünf bis neun Dreiecken um einen Punkt gruppiert sind. Diese Stellen erscheinen über das Niveau der Eioberfläche emporgehoben (Abb. 5). Die Kuppen und Leisten, die sich aus der Fläche des übrigen Chorions emporheben, sind durch die Zellgrenzen des Follikelepithels bedingt. Im Auflicht irisiert die Chorionhülle. Dieser Effekt wird durch ihre oben beschriebene Struktur und ihre glashelle Beschaffenheit hervorgerufen. Im Querschnitt erweist sich die Chorionhülle als feine, strukturlose Membran mit kleinen Erhebungen an den Stellen, wo die Leisten liegen (Abb. 6). Die Schlängelung der Leisten scheint lediglich durch das Größenwachstum der Follikelzellen zu entstehen. Es war jedoch nicht möglich, dies an Schnittpräparaten exakt nachzuweisen. Die starken Überhöhungen in der Chorionhülle an den Stellen der Kuppen scheinen mir durch Verkleinerung des Eivolumens infolge von Wasserverlust nach der Ablage hervorgerufen zu sein.

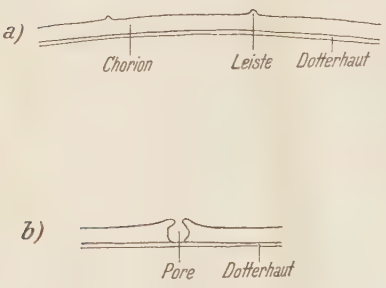


Abb. 6. Querschnitt durch das Chorion mit Leisten und Pore.

Die Größe des abgelegten Eies bei *Plodia* wird mit 0,5 zu 0,3 mm angegeben (Lehmensick u. Liebers), womit meine eigenen Messungen übereinstimmen. Leichte Eindellungen, die bei der Eiablage entstehen können, verändern die Längs- und Querdimensionen nur geringfügig. Das Ei hat die Form eines Ellipsoids mit etwas breiterem Mikropylenpol. Eine am Mikropylenpol stets zugespitzte Form, wie sie Norris (1932) beschreibt, habe ich als Regel nie gefunden. Solche Eier sind vielmehr als Pressformen zu bezeichnen (Lehmensick u. Liebers 1938; vgl. auch biologischen Teil, S. 233). Die ellipsoide Form der Eier von *Plodia* läßt sich sehr gut von den mehr walzenförmigen Eiern der Mehl-

motte unterscheiden; ihre Oberflächenstruktur weist aber mancherlei Ähnlichkeiten auf (Abb. 7, siehe auch Lehmensick u. Liebers 1937).

Die Chorionsubstanz färbt sich mit Azan blau, solange sie in Bildung begriffen, also noch Cuticularsaum der Follikelzellen ist; beim ausgereiften Ei verliert das Chorion diese Beziehung zu den Follikelzellen. Dann färbt es sich mit Azan gelbbraun, hat also seinen Chemismus oder seine Struktur geändert.

Bei *Plodia* vollzieht sich die Bildung des Chorions und seine Substanzänderung auf dieselbe Weise, wie sie Korschelt (1887) bei anderen

a b

Abb. 7. Oberflächenstruktur im Chorion der Eier von a *Plodia* und b *Ephestia*.

Insekten beschreibt. Aus der Gruppe der Lepidopteren hat er *Vanessa urticae*, *V. polychlorus* und *Sphinx ligustri* daraufhin untersucht.

Am vorderen Eipol bleibt eine feine Öffnung zur Aufnahme des Spermas bestehen, die Mikropyle, deren Lage bei *Plodia* durch eine Gruppe von 15—18 rosettenförmig zusammentretender Dreieckfelder angezeigt wird (Abb. 8). — Die Bildung der Mikropylenöffnung ist bei *Plodia* weitgehend von der Art der Eiernährung bestimmt. Jede einzelne der oben beschriebenen vier Nährzellen sendet zu der zugehörigen Oocyte einen ansehnlichen Nährstrang. Außerhalb des Eifaches und an der Grenze zwischen Nähr- und Eifach sind diese vier Dotterströme deutlich voneinander getrennt (Abb. 10). In der Oocyte selbst fließen sie zusammen und sind als immer breiter werdender Dotterstrom zu erkennen. Das Follikelepithel, das von allen Seiten her die Oocyte einhüllt, läßt nur diese Stelle der offenen Plasma-

verbindung kanalartig frei. Abb. 9 zeigt das eigentümliche Querschnittsprofil des Kanals an dieser Verbindungsstelle. Es ist kreuzblumenartig gestaltet. Der Schnitt ist mit kleiner Neigung quer zwischen Ei- und Nährfach durchgeführt, so daß die vierte Ausbuchtung des Kanals verdeckt ist. Ein Längsschnitt durch dieselbe Stelle (Abb. 10) gibt Aufschluß über die Entstehungsweise des Kanals. Diese vollzieht sich wie folgt: Aus dem Verbande des Follikelepithels haben sich vier Zellen

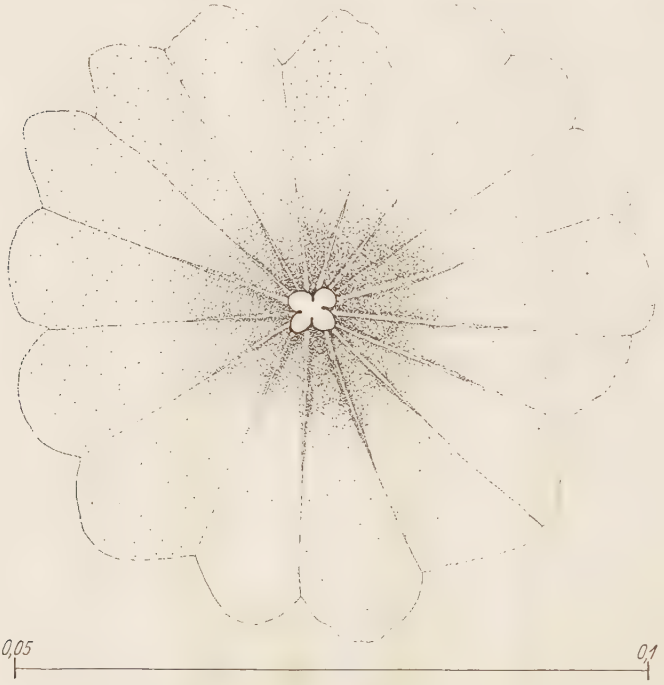


Abb. 8. Mikropylenfeld im Chorion mit Mikropylenöffnung.

herausdifferenziert und sind in die Tiefe gerückt, so daß die übrigen Follikelzellen sich dachziegelartig über diese vier Zellen hinwegschieben. Die letzteren haben eine ganz charakteristische Form angenommen. An der dem Dotter zugekehrten Fläche sind sie breit ausgebuchtet mit einem ausgezogenen Fortsatz nach unten (vgl. Abb. 9 u. 10). Die Chorionabsonderung geschieht stets längs der in den Abbildungen 9 und 10 stark ausgezogenen Linien. Die oben beschriebenen Follikelzellen sind als Mikropylenbildungszellen aufzufassen: es sind stets vier, die durch die überwachsenden Nachbarzellen in die Tiefe geschoben werden. Sie halten durch ihre eigenartige lappige Form den Eingang

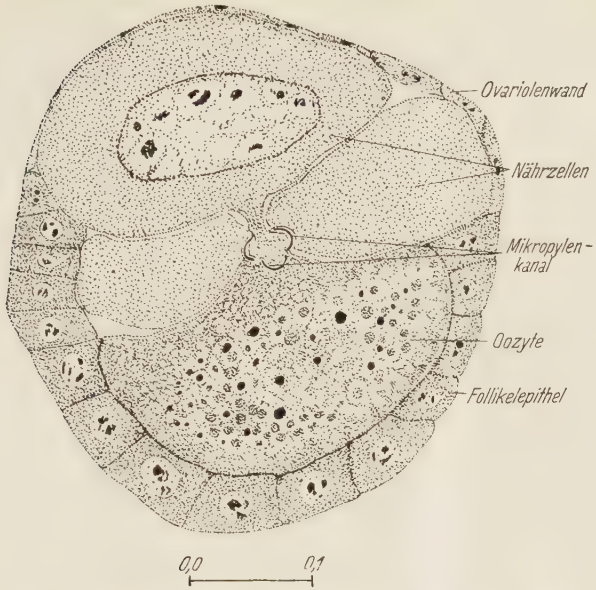


Abb. 9. Querschnitt zwischen Ei- und Nährfach (3 μ; Azan; Carnoy).

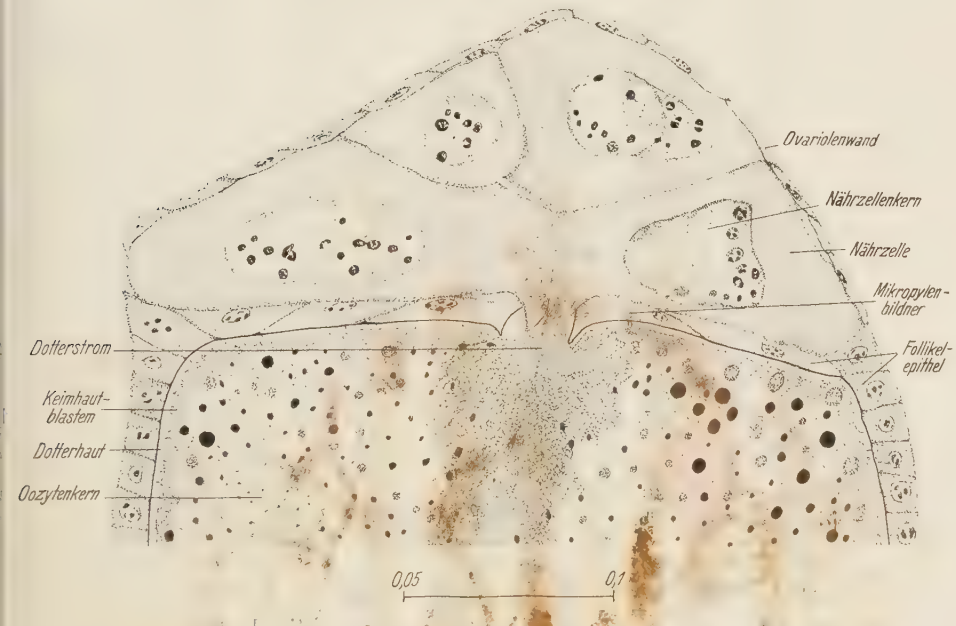


Abb. 10. Längsschnitt durch eine Ovariole mit Mikropylenbildungszellen (3 μ; Carnoy; H.E.H.-Eosin).

ins Eiinnere frei. Das Querschnittsbild ihrer dem Dotter zugekehrten Fläche kehrt stets bei jeder Mikropylenaufsicht auch im fertigen Ei wieder. Unter der kreuzblumenförmigen Öffnung liegen vier stark lichtbrechende Gebilde, die im Keimhautblastem eingebettet sind. Diese Gebilde haben Kugelform und sind wohl die Reste des Dotterstranges. Ihnen scheint bei der Spermaaufnahme irgendwelche Bedeutung zuzukommen, weil sie nur bei den unbefruchteten Eiern zu beobachten sind. Unterhalb dieser Gebilde ist das Keimhautblastem eingebuchtet (Abb. 11). Diese vier stark lichtbrechenden, kugeligen Gebilde und die Eindellung des Keimhautblastems sind geradezu Merkmale für das unbefruchtete Ei. Beide Bildungen verschwinden, sobald die Befruchtung eingetreten ist.

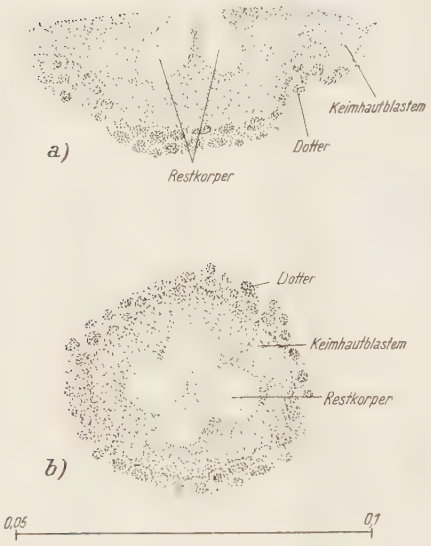


Abb. 11. a Längsschnitt durch den Mikropylenpol eines unbefruchteten Eies (ohne Chorion). b Aufsicht auf den Mikropylenpol. (4 μ; Susa; H.E.H.)

Unter dem Chorion liegt die Dotterhaut, die zweite äußere Eihülle. Sie reicht bis an die Buchten der Mikropylenöffnung und wird in einem sehr frühen Entwicklungsstadium noch vor der Anlage des Chorions durch das Eiplasma herausdifferenziert. Bei starker Vergrößerung zeigt sie eine feine Querstreifung (Abb. 10).

Vergleicht man mit diesen Beobachtungen diejenigen, welche Korschelt (1887) im Gegensatz zu Leydig (1867) bei den Insekten allgemein machte, so ist übereinstimmend, daß hier wie dort die Zellen, denen die Bildung der Mikropyle obliegt, in die Tiefe rücken. Bei *Vanessa urticae*, *V. polychlorus* und *Sphinx ligustri* unter den Lepidopteren ist nach Korschelt die Bildung der Mikropylenöffnung ausschließlich durch einen Fortsatz der aus dem Verband der übrigen Follikelzellen in die Tiefe gerückten Zellen bedingt. Ist die Bildung des Chorions vollendet, dann wird der Fortsatz eingezogen, und der Kanal ist fertig.

Bei *Plodia* aber ist die Bildung der Mikr[illegible]ohl durch Persistieren des Dotterstranges als auch durch di[illegible]hriebenen vier

Mikropylenbildungszellen bedingt, die den Mikropylenkanal aussparen. Dieser Gegensatz zu dem von Korschelt untersuchten Arten liegt meiner Auffassung nach in der andersartigen Ernährung der Eier von *Plodia* begründet.

Korschelt schließt aus der Art der Mikropylenbildung, daß auch die Poren in Zellfortsätzen ihren Ursprung haben, ohne dies freilich histologisch belegen zu können. Die Poren im Chorion der Eier von *Plodia* haben anscheinend eine andere Entstehungsweise. Sie liegen nämlich stets dort, wo eine größere Anzahl von Leisten zu einer Erhebung zusammenlaufen. Daher scheint mir die Pore eher durch einen Intermediärspalt der Follikelzellen hervorgerufen zu sein.

IV. Eireifung und Befruchtung.

Das ausgewachsene Ei von *Plodia* besitzt: 1. eine Chorionhülle, 2. eine feine Dottermembran unter dem Chorion, 3. eine dicke Schicht Keimhautblastem, 4. Dottermassen und 5. den Oocytenkern.

Chorionhülle und Dottermembran sind im vorhergehenden Abschnitt beschrieben worden.

Das Keimhautblastem, das die Dottermassen umschließt, weist eine ganz unregelmäßige Stärke auf. Es ist an der späteren ventralen Seite und am vorderen Eipol breiter als an der Dorsalseite und dem hinteren Pol und zeigt eine feine Granulierung, die außen feiner ist und nach innen zu gröber wird. Durch Einlagerung von Fettröpfchen erhält das Keimhautblastem einen stark schaumigen und vakuolären Charakter. Von seiner inneren Fläche aus gehen dünne unregelmäßige Fortsätze in das Eiinnere und bilden hier ein feines Netzwerk, in dessen Maschen die Dotterkugeln und Fettröpfchen eingelagert sind. Die stark schaumige und vakuoläre Struktur des Blastems ist jedoch nur beim unbefruchteten Ei wahrzunehmen. Sobald die erste Reifungsteilung einsetzt, kollabieren die Vakuolen, so daß es im ganzen kompakter erscheint.

Die Dottermassen lassen eine Dreischichtigkeit erkennen, die sich durch die Dichte und die Stärke der eingelagerten Dotterelemente unterscheidet (vgl. oben S. 197).

Der Oocytenkern liegt, als ein helles, wenig färbbares Bläschen erkennbar, im unbefruchteten Ei mitten zwischen den Dottermassen. Er ist im Vergleich zum Volumen der Oocyte sehr groß und von einem schmalen Plasmasaum umgeben. Dieses helle Keimbläschen wandert zur Vorbereitung auf die Reifeteilung in das seitliche Keimhautblastem.

Es gibt seine blasige Gestalt auf, die Chromatinsubstanz ballt sich zusammen, bleibt dabei aber wenig färbbar. Nur eine kleine Verdickung im Keimhautblastem zeigt seine Lage an. In diesem Stadium wird das Ei unter normalen Verhältnissen abgelegt. Zwei Stunden nach der Ablage findet man die Chromosomen zur Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung angeordnet. Vorher war es trotz größter Mühe in gar keiner Weise möglich, die Chromatinmasse färberisch darzustellen.

Nur einmal fand ich die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung in einem Ei, welches noch nicht abgelegt war, vermutlich ein anormaler Fall.

Abb. 12. Erste Reifeteilung (Chromosomenplatte) (3 μ; Susa; H.E.H.).

Die erste Reifeteilung ist senkrecht zur Eioberfläche orientiert und mit einer Chromatindiminution der Kernsubstanz verbunden. Abb. 12 zeigt in der Äquatorialebene eine kompakte schwarz gefärbte Chromatinmasse; die eigentlichen Chromosomen sind nach den Polen gewandert. Der Schnitt geht etwas schräg über die Teilungsfigur und zeigt deutlich die Chromosomenplatte. Es sind also bei *Plodia* 18 (19) Chromosomen in der haploiden Phase vorhanden.

Während dieser Vorgänge hat die Plasmaansammlung um den sich teilenden Eikern stark zugenommen. Nach außen gegen die Dottermembran bildet sich ein breiter, heller Plasmasaum aus.

Die zweite Reifungsteilung steht schräg zur Eioberfläche. Der gebildete weibliche Vorkern liegt im dunkleren Plasma und wandert dann dem männlichen Vorkern entgegen; das ihm zugehörige Polkörperchen liegt im hellen Plasmasaum. Das aus der ersten Teilung hervorgegangene Polkörperchen, das ebenfalls im hellen Plasma liegt, teilt sich dort; die Tochterkerne bleiben aber dicht beieinander liegen. Die drei Polkörperchen gehen allmählich zugrunde; sie sind bis zur zweiten Furchungsteilung zu beobachten (Abb. 13).

Bei der Befruchtung gelangen stets mehrere Spermien durch die Mikropylenöffnung in das Eiinnere. Sofort nach ihrem Eindringen in den Dotter sammeln sie sehr viel Plasma um sich. Man erkennt manchmal drei bis fünf Spermakerne vereint in einem Plasmaklumpen liegen.

Wie bei vielen Fällen der Polyspermie, so gelangt auch hier nur ein Spermakern zur Kopulation. Dieser eine Kern wandert, von einer ansehnlichen Plasmasphäre umgeben, dem sich nähernden weiblichen Vor-

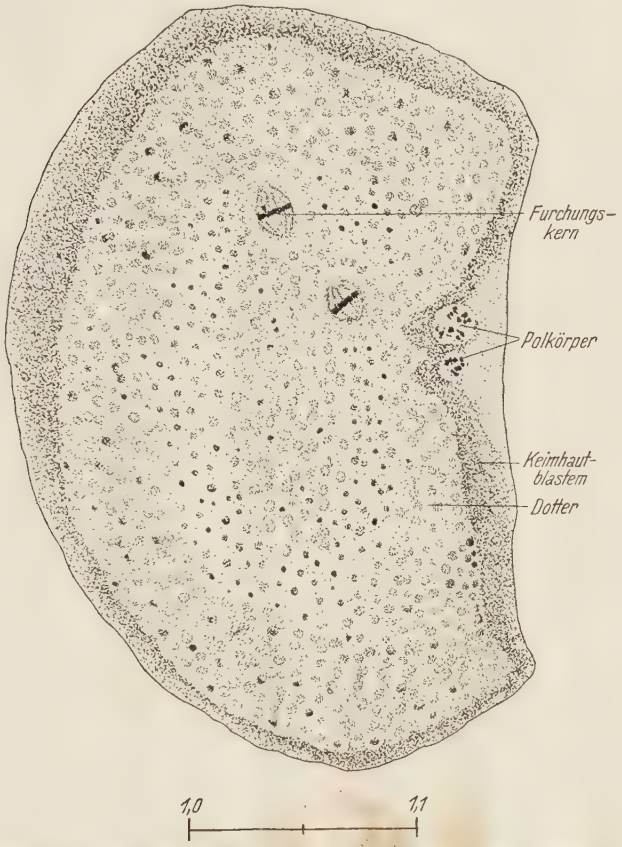


Abb. 13. Polkörperchen während der 2. Furchungsteilung des Eikernes. (4 μ; Susa; H.E.H.)

kern entgegen. Er tritt aus dem Plasma aus und beginnt, gleichzeitig mit dem weiblichen Vorkern die Kernvereinigung einzuleiten (Abb. 14).

Während dieser eine Spermakern zur Befruchtung schreitet, sieht man die überzähligen Spermakerne in ihrem Plasmahof von innen dem Keimhautblastem anliegen. Hier werden sie langsam resorbiert. Man kann sie noch bis zum fünften Furchungsstadium beobachten. Abb. 2 zeigt degenerierende Spermakerne im dritten Furchungsstadium. Das

Bild ist deutlich verschieden von dem, welches die Auflösung der Polkörperchen darstellt. Das Plasma mit dem Sperma liegt innen dem Keimhautblastem an und unterscheidet sich von diesem durch feinere Struktur. Die Polkörperchen liegen in dem hellen Plasmastreifen dem Keimhautblastem außen angelagert. Sie sind größer als die Spermakerne und sind bereits nach der zweiten Furchungsteilung verschwunden.

Plodia gehört also zu den polyspermen Insekten. Henking (1892) zählt bei *Pyrrhocoris* sieben und Huettner (1924) bei *Drosophila* bis zu zehn Spermien gleichzeitig in einem Ei.

Abb. 14. Männlicher und weiblicher Vorkern vor der Kernvereinigung (3 μ; Susa; H.E.H.).

Das Auftreten der Chromatindiminution teilt *Plodia* mit fast allen Lepidopteren. Grünberg (1903) und Seiler (1914, 1917, 1921, 1922) haben diese Beobachtung sehr häufig bei Lepidopteren gemacht.

Bei *Plodia* wandelt sich nur ein Spermakern in den Vorkern um. Es schreiten nicht wie bei *Drosophila* (Huettner 1924) mehrere Spermakerne bis zu Mitosen.

Ferner wandert bei *Plodia* der weibliche Vorkern nach der zweiten Reifeteilung dem männlichen Vorkern entgegen. Bei *Drosophila* wandert er bereits in der ersten Reifeteilung.

Die Übereinstimmung der Vorgänge bei der Eireifung und Befruchtung im Ei von *Plodia* mit den Beobachtungen, die Seiler (1914 usw.) bei anderen Lepidopteren machte, scheinen die Allgemeingültigkeit dieser Verhältnisse für die Lepidopteren zu bestätigen.

V. Keimblätterbildung.

a) Blastodermbildung.

Der Kopulationskern liegt im vorderen Eidrittel nahe der Mikropylenöffnung. Die erste Furchungsteilung hat dieselbe Richtung, in der auch die zweite Reifungsspindel liegt. Die nächsten Furchungsspindeln strahlen nach allen Richtungen aus und liegen bis zum Vierkernstadium ebenfalls im vorderen Eidrittel, um sich dann in äußerst schnell aufeinanderfolgenden Mitosen von dort über den ganzen Dotterbereich zu verteilen. Die Mehrzahl der Kerne zeigt die Tendenz, nach der Oberfläche zu wandern. Bei dieser Wanderung werden der vordere Eipol und die ventrale Seite zuerst erreicht. Diese beiden ausgezeichneten Flächen sind eben die Bereiche, wo das Keimhautblastem am stärksten ausgebildet ist (Abb. 15).

Abb. 15. Schema zur Blastodermbildung bei *Plodia*.

Das Hofplasma der wandernden Kerne ist strahlig geformt. Der große blasige Kern liegt im vorauseilenden Teil des Plasmas; das übrige Plasma wird wie ein Kometenschweif nachgezogen. Die Wanderkerne samt Plasma dringen in das Keimhautblastem ein. Die Kerne aber dringen schneller in das Blastem ein als das zu ihnen gehörige Plasma, welches noch eine Zeitlang als strahliges Gebilde dem Keimhautblastem innen anliegt. Trotz der Vermischung beider Plasmaanteile sind beide noch längere Zeit hindurch an ihrer verschiedenen Färbbarkeit zu erkennen (Sehl 1931).

Noch in dem Stadium des Einwanderns teilen sich die Kerne vollkommen synchron. Danach erst vollziehen sich die Kernteilungen heterochron. Nach dem Einwandern der Kerne in das Keimhaut-

blastem orientieren sich die Richtungen ihrer Teilungsspindeln vorzugsweise tangential zur Eioberfläche: es wandert keiner der in das periphere Plasma eingedrungenen Kerne in den Dotter zurück. Wohl sind in späteren Stadien Kerne gefunden worden, welche dem Blastoderm dicht auflagen: sie standen jedoch nie in Teilungsphase mit Kernen des Blastoderms. Es handelt sich hier wahrscheinlich um verspätete Wanderkerne und nicht um Vitellophagen, die sich aus dem Blastoderm herausdifferenzieren. Es verbleibt vielmehr von vornherein

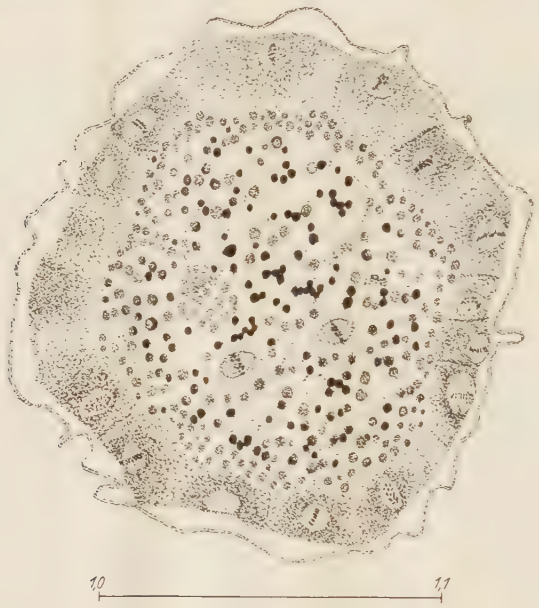


Abb. 16. Blastodermbildung (3 μ; Carnoy; H.E.H.).

eine kleine Anzahl Kerne im Dotter zurück. Hinsichtlich der Struktur der Wanderkerne und der Dotterkerne sind bei *Plodia* keine Unterschiede zu beobachten (Abb. 16).

Bei den Dotterkernen, die mit retikulärem Plasma umgeben zurückbleiben, habe ich mitotische Teilungen nur bis zum Aufhören des allgemeinen Synchronismus beobachtet; später habe ich nie mehr Mitosen bei Dotterkernen gesehen. Wohl konnte ich öfters Kernfiguren beobachten, die große Ähnlichkeit mit den Kernfiguren hatten, die Schwartze (1899) für *Lasiocampa* abbildete. Aus diese. Kernfiguren schließe auch ich auf amitotische Teilungen.

Die Aufteilung des bis dahin einheitlichen Blastoderms in einzelne Zellen erfolgt in derselben Zeitfolge, in der die Kerne eingewandert

sind. Zuletzt wird die Zellmembran an der Dotterseite gebildet; dabei können kleine Dotterbereiche vorübergehend mit eingeschlossen werden.

Das fertige Blastoderm ist durchaus ungleichmäßig im Sinne einer bilateralen Symmetrie, wie es schon im Hinblick auf solche Unregelmäßigkeiten des Keimhautblastems zu erwarten war. Die ventrale Seite hat größere zylindrische Zellen im Gegensatz zu den mehr kubischen Zellen der dorsalen Seite. Dem Blastoderm ist von innen eine schmale Schicht von feinen Körnchen aufgelagert.

Sehl stellt fest, daß bei *Ephestia* erst die fortschreitende Furchung zur Ausbildung einer bilateralen Symmetrie im zunächst radiärsymmetrischen Keimhautblastem führt. Bei *Plodia* ist diese Bilateralität nicht eine Folge der Furchungsteilungen, sondern sie ist bereits im unbefruchteten Ei vorhanden.

Bei der Blastodermbildung von *Plodia* dringen die Kerne sehr schnell in das Keimhautblastem ein; ihr Plasma liegt noch eine Zeitlang dem Blastem auf. Sehl beschreibt für *Ephestia*, daß in der letzten Phase das Plasma den Kernen vorauseilt, so daß letztere nackt dem Keimhautblastem anliegen. Bei *Plodia* ist es umgekehrt; der Kern eilt voraus und das Plasma wird nachgezogen. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen Sehls habe auch ich eine verschiedene Färbbarkeit des Plasmas im unfertigen Blastoderm festgestellt.

Die Beobachtungen des Synchronismus bei den ersten Furchungsteilungen von Insekten bis zum Einwandern in das Blastem sind von den verschiedensten Autoren gemacht worden. Strindberg (1913) gibt Synchronismus bis zum 58-Kern-Stadium bei *Musca* an, Seidel (1929) bei der Libelle *Platycnemis* bis zum 50-Kern-Stadium, Sehl zählt bei *Ephestia* die synchrone Teilung exakt bis zum neunten Furchungsschritt aus, Schölzel (1936) gibt bei *Pediculus* das 256-Kern-Stadium an.

Inkman (1933) beschreibt bei *Calandra*, daß die Mitosen der einwandernden Kerne zuerst senkrecht zur Eioberfläche stehen und daß die in den Dotter ragenden Teilungen in diesen als Vitellophagen zurückwandern. Dazu betont er, daß das Innere nie, auch nicht zeitweise, kernlos bleibt. Bei *Plodia* orientieren sich die Kerne von Anfang an tangential zu der Eioberfläche. Es kommt nie zur Abwanderung von Blastemkernen in das Eiinnere; es bleiben eine Anzahl Kerne als zukünftige Dotterkerne im Innern zurück, während ein anderer Teil zu Blastemkernen wird. Die in späteren Stadien dem Blastem dicht anliegenden Kerne, die von mir nie in Teilungen mit Blastemkernen gesehen worden sind und die ich deshalb als verspätete Wanderkerne ansehe, sind von Sehl ebenfalls als solche gedeutet worden. Er beob-

achtet jedoch einen strukturellen Unterschied zwischen Wanderkernen und zurückbleibenden Dotterkernen. Bei *Plodia* habe ich eine Differenzierung zwischen Blastodermbildnern und Dotterkernen weder in Kerngröße und Kernstruktur noch in der Plasmastruktur gefunden. Eine Unterscheidung beider Kernarten gelingt erst in viel späteren Stadien.

Eine kurze Übersicht über die Insekten mit gleichmäßigem und ungleichmäßigem Blastoderm gibt Inkman (1933, S. 532). *Plodia inter-*

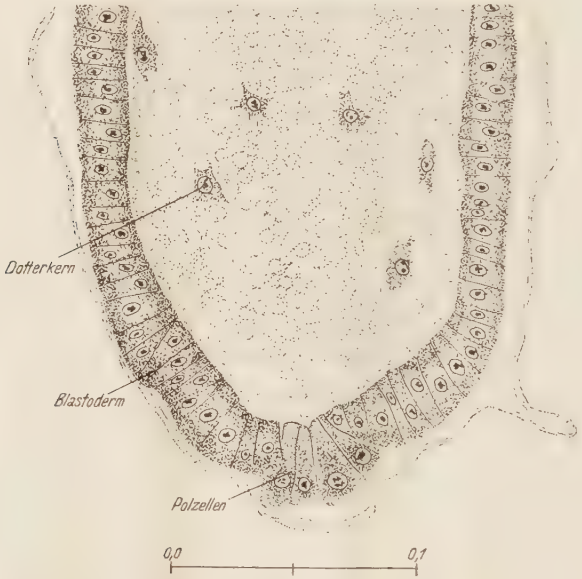


Abb. 17. Fertiges Blastoderm mit Polzellen (3 μ; Carnoy; H.E.H.).

punctella reiht sich in die Gruppe der Insekten ein, die eine ungleichmäßige Bildung des Blastoderms aufweisen.

In dem Stadium der Blastodermbildung, wenn die Zellabgrenzung weitgehend durchgeführt ist, ist häufig an dem einen Eipol eine Gruppe von größeren Zellen (meist vier) zu beobachten, deren weiteres Schicksal sich jedoch nicht verfolgen ließ (Abb. 17). Es ist die Bildung dieser Zellgruppe mit der Zitronenspitze mancher Eier nicht in Verbindung zu bringen; denn bei den so geformten Eiern wird das Blastoderm wie ein einschichtiger Wandbelag längs der Krümmung der Kuppe angelegt, so daß durch die Verengung lediglich beide Zellschichten dicht aneinander liegen. In der Literatur sind ähnliche Bildungen bei Schmetterlingen nicht erwähnt, wohl kennt man solche Bildung allgemein bei

Coleopteren als sogenannte Polzellen, die man als Genitalanlage ansieht. Ob die von mir gefundenen Zellen bei *Plodia* ähnliche Bedeutung haben, muß ich leider dahingestellt sein lassen.

b) Bildung der Embryonalhüllen.

Im Ei von *Plodia* werden zwei Embryonalhüllen ausgebildet, Serosa und Amnion. Die Serosa liegt als abgeschlossene Hülle außen direkt über dem Dotter. Das Amnion umhüllt den Embryo an seiner Ventralseite und läßt an seiner Dorsalseite die direkte Berührung mit dem Dotter frei. Beide Hüllen entwickeln sich aus bestimmten Abschnitten des Blastoderms.

Im vorhergehenden Abschnitt ist das Blastoderm als eine das ganze Ei umgebende einschichtige Zellage beschrieben. An der Dorsalseite sind die Zellen des Blastoderms flach, werden an den lateralen Flächen höher, um ventralwärts Zylinderform anzunehmen.

Die Bildung der Serosa wird dadurch eingeleitet, daß sich die an sich schon niedrigen Zellen der Dorsalseite noch weiter abflachen und sich schließlich aus dem Verband der übrigen Zellen als extraembryonales Blastoderm herausheben. Der übrige Zellverband, die eigentliche embryonale Schicht, wandelt sich in eine gleichmäßige Lage von zylindrischen Zellen um. Das extraembryonale Blastoderm wird sehr schnell zu einem Häutchen, welches aus langgestreckten, spindeligen Zellen besteht und die embryonale Schicht umwächst. Dieses Häutchen stellt die äußere Eihülle, die Serosa, dar. Die Serosa wird also von einem ganz bestimmten Teil des Blastoderms gebildet.

Die Bildung des Amnions wird dadurch eingeleitet, daß die Randzone des embryonalen Blastoderms, von der sich das extraembryonale Blastoderm, wie vorher geschildert wurde, abgehoben hat, beginnt, sich nach außen umzubiegen. Die Zellen an dieser Umbiegungsstelle werden flach und flacher, umwachsen wie die Zellen, welche die Serosa bilden, sehr schnell die Embryonalschicht und nehmen dabei, ebenfalls wie die Serosa, eine häutige Form an. Sie werden zu dem Amnion, das mit der Serosa dem Keimstreifen dicht anliegt. Das Amnion entwickelt sich also aus der Randzone der embryonalen Schicht.

Sobald die beiden Hüllen, Amnion und Serosa, fertig ausgebildet sind, wachsen die Ränder des Keimstreifens dorsalwärts. Ein Teil des zentral gelegenen Dotters wird zwischen Amnion und Serosa eingeschoben. Durch diese Dotterverschiebung wird der Abstand zwischen beiden Eihüllen immer größer, so daß der Keimstreifen zentralwärts verlagert wird. Das Amnion bleibt dabei dem Keimstreifen dicht angeschmiegt.

Unter dem Mikroskop kann man bei durchfallendem und stark abgeblendetem Licht im lebenden Ei die Einsenkung des Keimstreifens gut beobachten (Abb. 18). Zunächst sieht man den Keimstreifen als einen hellen, ovalen, schmalen Saum, der dem Chorion noch ringsum anliegt. Die Abhebung des Keimstreifens beginnt am vorderen Pol, geht dann auf den hinteren Pol über, und zuletzt werden die seitlichen Partien von dem Chorion abgehoben. Der immerse Keimstreifen hat, wenn man ihn auf eine ebene Fläche ausbreiten würde, die Form, wie sie in Abb. 19 dargestellt ist.

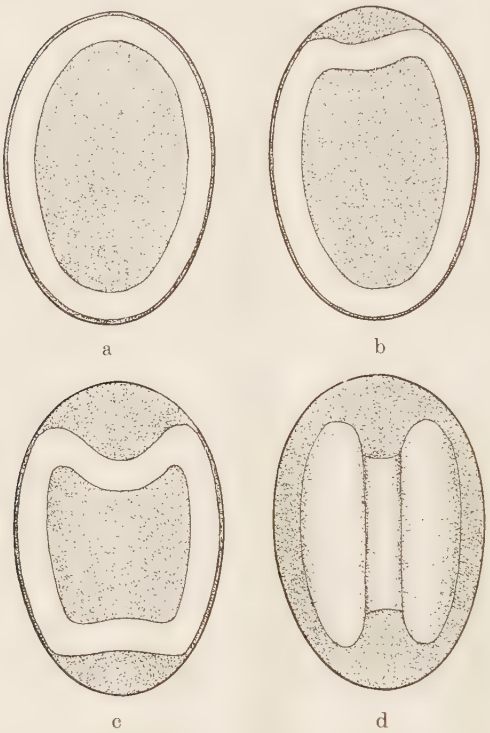


Abb. 18. Schematische Darstellung der Immersion des Keimstreifens nach Beobachtungen am lebenden Ei gezeichnet.

Abb. 19. Schema des Keimstreifens (vgl. Text).

Diese Gestalt des eingesenkten Keimstreifens bei *Plodia* ist wesentlich verschieden von der der Mehlmotte (Sehl), wo der immerse Keimling die Form eines »Schiffchens« haben soll. Bei *Plodia* gleicht er vielmehr dem immersen Keimstreifen von *Pieris* (Eastham (1930), und eine Art von Schiffchenform entsteht erst relativ sehr viel später, nämlich, wenn die Mesodermbildung schon in vollstem Gange ist.

c) Formveränderungen des Keimstreifens.

Die Ausbildung der Körperform ist bei den Insekten sehr kompliziert. Die so mannigfaltigen Formveränderungen, die der Embryonalstreifen dabei erleidet, setzen bereits kurz nach dem Stadium der voll-

endeten Keimanlage ein, d. h. nach Ausbildung beider Embryonalhüllen und vollzogener Immersion des Keimstreifens. Die endgültige Körperform ist erst dann ausgebildet, wenn die Umrollung des Embryos aus der ursprünglich dorsalen Krümmung in eine ventrale Krümmung erfolgt. Diese letzte Umformung, die »Blastokinese«, soll am Schluß der Arbeit behandelt werden. Im folgenden werden die Gestaltungsprozesse bis zur Blastokinese beschrieben werden.

Das Stadium der vollendeten Keimanlage ist bei *Plodia* mit 24 Stunden erreicht. Die dann einsetzenden Formveränderungen des Keimstreifens bis zur Blastokinese dauern weitere 36-48 Stunden und werden durch ein Längenwachstum eingeleitet, welches in der Richtung der in Abb. 19 gezeichneten Pfeile erfolgt. Damit kommt der Embryo wieder

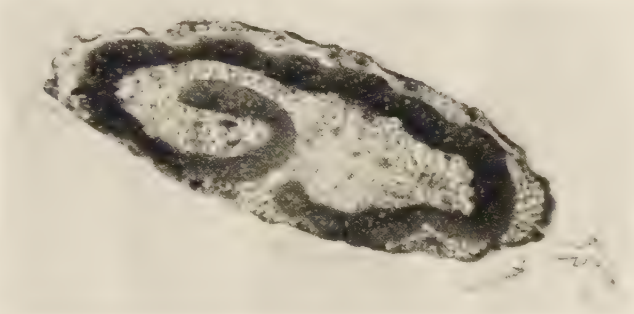


Abb. 20. Keimstreifen im Stadium des Längenwachstums (5 μ; Carnoy; H.E.H.).

an die Peripherie zu liegen. Vorder- und Hinterende werden dabei längs der Eipole nach der Dorsalseite des Eies geschoben. Beide Enden der Embryonalanlage wachsen bis zur Mitte der Dorsalseite; indem beide aneinander vorbeigleiten, biegen sie rechtwinklig zur Eioberfläche dem Eiinnern zu ein, um dann oberhalb der Eimitte abermals rechtwinklig, dieses Mal in Richtung des vorderen bzw. hinteren Eipoles, umzubiegen (Abb. 20). Erst eilt das Vorderende dem Hinterende im Wachstum voraus; dann aber, wenn das Vorderende nach einer dritten rechtwinkeligen Einkrümmung in derselben Ebene die Lage seiner äußersten Spitze festgelegt hat, vollführt das Hinterende noch zweimal die gleiche Einbiegung ebenfalls in der gleichen Ebene, in der auch die ersten Krümmungen erfolgt waren.

Trotzdem beide Körperenden einen Fixpunkt erreicht haben, ist das Längenwachstum noch nicht beendet. Ein weiteres Längenwachstum zeigt sich darin, daß der ganze Keimstreifen sich stark schlängelt

(Abb. 21 b). Die starken Einbuchtungen, die in dieser Periode auftreten, sind nicht etwa Ausdruck der Segmentierung des Keimstreifens, vielmehr hat die Segmentierung schon eingesetzt und ist an der ventralen thorakalen Zone klar zu erkennen. Die Einbuchtungen als Folge des Längenwachstums sind deutlich von dieser Segmentierung verschieden.

Diese Einbuchtungen verschwinden wieder im Laufe der weiteren Entwicklung. Ihre Bedeutung dürfte darin liegen, daß durch sie die Oberfläche des Embryos einen starken Zuwachs erhält. Eine vergrößerte Oberfläche aber vermag eine bessere und schnellere Ausnutzung des Nahrungsdotters zu bewirken, wie sie geradezu in dieser Periode des stärksten Wachstums erforderlich ist.

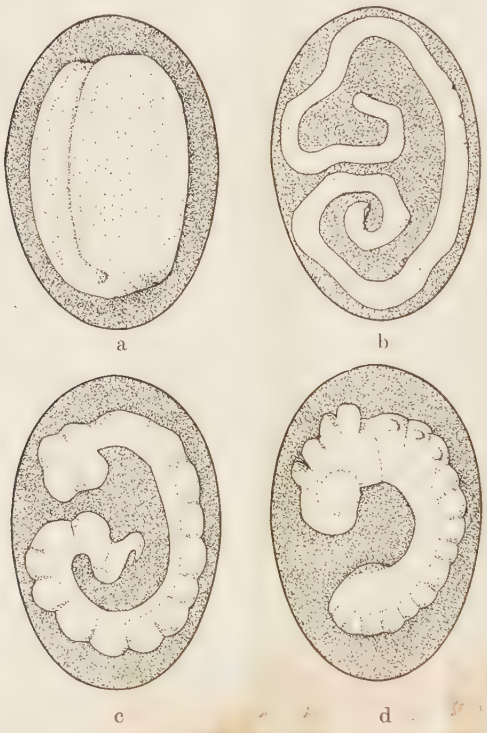


Abb. 21. Schematische Darstellung der Formveränderungen am Keimstreifen.

Das Längenwachstum vollzieht sich allgemein auf Kosten des Querschnittes des Embryos. Das Vorderende, das dem Hinterende im Wachstum vorauseilt, reduziert zuerst seinen Querschnitt. Sobald es sein Längenwachstum vollendet hat, werden die Kopflappen angelegt. Die Querdimension des Hinterendes wird ebenfalls mit seinem Längenwachstum reduziert.

Gleichzeitig mit den ersten Gestaltungsvorgängen (wie sie Abb. 21 zeigt), entstehen an der ventralen Fläche des Embryos seichte Einbuchtungen, welche die Grenzen der späteren Segmente andeuten. Zuerst werden die Thorakalsegmente angelegt, es folgen dann die Segmentierungen der Kopfregion und zuletzt werden die Abdominalsegmente ausgebildet.

Auf dem Höhepunkt des Längenwachstums werden Stomodäum und Proktodäum ausgebildet. Damit wird schon eine rückläufige Krümmung des Keimstreifens eingeleitet. Zuerst biegt sich das Vorderende

zurück, so daß gleichzeitig mit einer Verlagerung der Kopfsegmente die Mundöffnung, die vorher in der stärksten Einrollung gelegen hatte (Abb. 21c u. d), fast dem vorderen Eipol gegenüber zu liegen kommt.

Das Hinterende erfährt durch die Ausbildung des Proktodäums eine Umformung derart, daß die drei letzten Abdominalsegmente zu einem einzigen verschmelzen. Dabei macht das Hinterende ebenfalls eine rückläufige Krümmungsbewegung. Die Öffnung des Proktodäums kommt ungefähr an die dorsale Seite des Eies zu liegen (Abb. 21).

Alle übrigen Segmente werden während dieser letzten Umbildungsprozesse, die sich am oralen und analen Körperende des Keimlings vollziehen, stark kontrahiert; ihre Flanken beginnen lateralwärts zu wachsen und schließen sich dorsal zusammen noch bevor der Embryo in die Ventralkrümmung übergeht.

Diese Gestaltungsvorgänge im Ei von *Plodia* habe ich darum etwas eingehender darzustellen versucht, weil damit besonders Querschnittsbilder wie in Abb. 22—24 verständlich werden. Bei genauer Erfassung dieser Vorgänge ist es erst möglich, Längsschnittsbilder voll auszuwerten. Die beiden Enden des Keimstreifens liegen nämlich nie genau in einer medianen Ebene, sondern sind stets etwas aus dieser Ebene herausgedreht.

Huie (1928) und Eastham (1930) haben zum Teil ähnliche Umformungen bei *Pieris* beschrieben. Sehl (1931) bildet bei *Ephestia* lediglich die drei Hauptstadien bis zur Blastokinese, nämlich das Stadium der vollendeten Keimanlage, das Kopflappenstadium und das Stadium der vollendeten Organanlage, ab. Das Stadium der vollendeten Keimanlage, das »Schiffchen« von *Ephestia*, entspricht bei *Plodia* dem viel früheren Stadium, wie es in meiner Abb. 18d gezeichnet ist. Das Kopflappenstadium würde bei *Plodia* dem Stadium in Abb. 21c entsprechen. Das Stadium der vollendeten Organanlage bei *Ephestia* steht in Parallele zu dem in Abb. 21d gezeichnetem Stadium. Nach den Schilderungen von Sehl scheinen die starken Überkrümmungen des Keimstreifens bei *Ephestia* zu fehlen. Eine Lageverschiebung der Krümmungsebene, wie sie bei *Catocala* von Hirschler (1906) beschrieben wird, kommt bei *Plodia* nicht vor.

d) Differenzierung des Keimstreifens.

Sobald die Embryonalanlage nach der Einsenkung in den Dotter ihr Längenwachstum ansetzt, beginnt die Differenzierung der Keimblätter. Sie geht von der späteren Thorakalgegend aus und schreitet von dort nach dem oralen bzw. analen Körperende fort.

Der vorher einschichtige, völlig gleichmäßig von zylindrischen Zellen aufgebaute Keimstreifen beginnt sich längs der ventralen Mittellinie dorsalwärts einzubuchten. Dieser Vorgang kommt dadurch zustande, daß sich die seitlichen Felder nach der Mitte zu zusammenschieben und dabei das Mittelfeld gegen den einwärts gelegenen Dotter emporheben (Abb. 22). Es werden die Zellen des Mittelfeldes vorher so gut wie gar nicht verändert. Durch das Emporheben der Mittelplatte entsteht eine seichte Rinne. Zuerst ist diese breit und flach; sie wird schmaler, aber nur wenig tiefer dadurch, daß sich die Seitenfelder stärker zusammendrängen (Abb. 23).

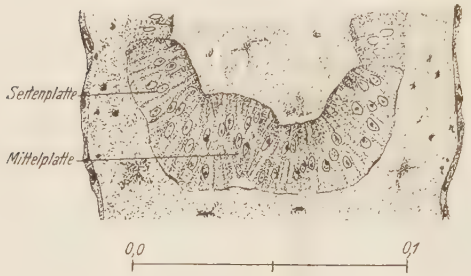


Abb. 22. Mesodermbildung, Abgrenzung der Mittelplatte (4 μ; Carnoy; H.E.H.).

Abb. 23. Mesodermbildung ($\frac{1}{4}$ μ; Carnoy; H.E.H.).

Die Grenzlinie in der Mitte zwischen beiden wird verwischt, und die Rinne, die man als Primitivrinne bezeichnet, verschwindet.

Das Mittelfeld wird während dieses Vorganges ganz aus dem Verbande der Seitenwülste herausgedrängt; die letzteren grenzen sich schon früh von den Zellen der mittleren Zone ab und behalten dabei ihre streng

epitheliale Anordnung. Beim Abschluß dieses Prozesses liegen die auf die oben beschriebene Weise eingesenkten Zellen des Mittelfeldes, die man als unteres Blatt oder Mesoderm bezeichnet, wie ein Dreieckfeld zwischen den seitlichen Ektodermwülsten eingekeilt (Abb. 24). Sie haben dabei eine mehr abgerundete Zellform angenommen. Ihr Plasma ist kaum verändert. Sehr bald geben sie ihre mediane Lage auf und schieben sich ohne Faltenbildung über die Zellage des oberen, ektodermalen Blattes hin. Im mittleren Teil, über der Primitivrinne, behalten die Zellansammlungen des unteren Blattes eine schwach keilförmige Anordnung (vgl. Abb. 34).

Diese Differenzierung des Keimstreifens in ein oberes und ein unteres Blatt vollzieht sich deutlich segmental. Die stärksten Ansammlungen mesodermaler Zellen liegen stets inmitten eines jeden Segmen-

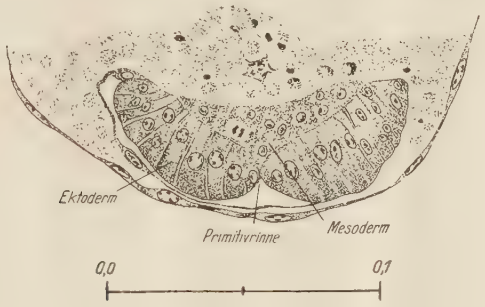


Abb. 24. Mesodermbildung (4 μ; Carnoy; H.E.H.).

tes, so daß im Längsschnitt die einzelnen Mesodermhaufen wie kleine Kegel über dem Ektodermstreifen liegen. Zwischen den einzelnen Segmenten ist eine lockere Schicht von Zellen des unteren Blattes zu dem sogenannten intersegmentalen Mesoderm angeordnet, sie nimmt aber erst nach der eigentlichen Mesodermbildung diese Lage ein.

Wenn die Mesodermbildung in der Kopfregion vollendet ist, beobachtet man folgendes: Vor der mesodermalen Rinnenbildung am Vorderende bleibt das obere Blatt eine geschlossene einreihige Zellschicht. Es beginnt aber durch rege Zellteilungen in seinem Mittelfeld an seiner dorsalen Seite in den Dotter Zellen abzugeben, die als ein lockerer Keil in den Dotter zu liegen kommen. Die breite Proliferationszone ist in Abb. 25 deutlich zu erkennen. Die auf diese Weise aus dem oberen Blatt herausdifferenzierten Zellen besitzen große, runde Kerne und helles Plasma im Gegensatz zu den Zellen des ektodermalen Blattes. Ihre Lage im Dotter ist wesentlich anders als die der meso-

dermalen Zellen; während nämlich jene locker gefügt sind und vereinzelte Zellen in den Dotter entsenden, haben die Mesodermzellen immerhin die Form eines geschlossenen Zellverbandes. Jene sind als die vordere Entodermanlage zu bezeichnen; unmittelbar vor sie kommt das Stomodäum zu liegen.

Am analen Körperende des Keimstreifens entsteht die gleiche Entodermanlage, nur nicht in derselben Ausdehnung wie am oralen Ende. Sie liegt ähnlich wie dort in unmittelbarer Nähe der Proktodäumeinstülpung.

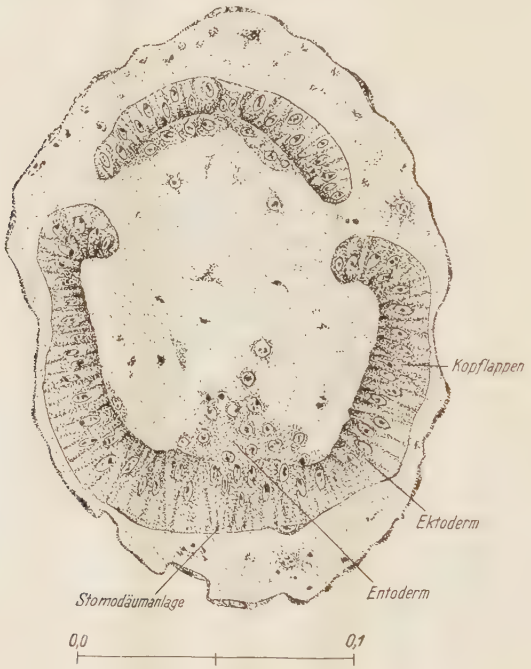


Abb. 25. Entodermbildung (3 μ; Carnoy; HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylin-Eosin).

Bei der Lageverschiebung des Mesoderms von der medianen Zone im Keimstreifen in die lateralen Zonen ist erwähnt worden, daß die Zellen des unteren Blattes, die über der ursprünglichen Primitivrinne liegen, schwach keilförmig angeordnet bleiben. Diese Zellmassen sind etwas spärlich und auf die zentrale Zone eines jeden Segmentes beschränkt. Sie liegen stets locker zusammen, besitzen helles Plasma und geben einzelne Zellelemente in den Dotter ab. Die abgestoßenen Zellen haben zum Teil sehr helles Cytoplasma, fast sieht der Raum um den Zellkern wie eine Vakuole aus. Der Kern liegt seitlich und nie zentral.

Schwangart (1904), Hirschler (1906) und jüngst Eastham (1931) haben die gleichen Zellelemente bei den von ihnen untersuchten Lepidopteren beschrieben und sie als Blutzellen oder sekundäre Entodermzellen bezeichnet. Die gleichen Zellen sind bei *Plodia* längs des ganzen Keimstreifens in streng segmentaler Anordnung zu beobachten. In den letzten Segmenten vor der Proktodäumeinstülpung sind sie besonders häufig. Ich möchte diese Zellen in Übereinstimmung mit Hirschler als sekundäres Entoderm bezeichnen.

In der jüngeren Literatur über die Embryonalentwicklung bei Lepidopteren beschreibt Eastham (1930) sehr genau die Mesodermbildung bei *Pieris rapae*. Er unterscheidet drei Stufen in der Mesodermbildung. Erste Stufe: die Differenzierung des Keimstreifens durch Verschmälerung des mittleren Teiles in ein medianes Feld und zwei Seitenfelder; zweite Stufe: Bildung einer mittleren, ventralen, longitudinalen Rinne; dritte Stufe: Einsenkung dieser mittleren Zone oberhalb der Rinne gegen den Dotter. Diesem dreiteiligen Prozeß geht eine Zellproliferation längs des ganzen Keimstreifens voraus. Diese Zellproliferation findet bei *Plodia* nicht statt. Die Differenzierung in eine Mittelplatte und zwei Seitenplatten ist in ihren Anfängen nicht so deutlich, wie Eastham sie bei *Pieris* beschreibt. Eine Differenzierung, die sich in Veränderungen der einzelnen Zellmassen des oberen und unteren Blattes ausprägt, tritt bei *Plodia* erst dann auf, wenn die Seitenwülste sich zusammengeschlossen haben. Eastham beobachtet weiter neben segmentalen Mesodermanhäufungen auch intersegmentales Mesoderm. Das gleiche beobachtete ich bei *Plodia*.

Schwangart (1904) findet bei *Endromis* eine Einwucherung von Zellen unter Bildung einer Rinne und dann die Ausbildung von einer Mittel- und zwei Seitenplatten.. Er hebt die frühzeitige Trennung beider Keimblätter und das schnelle Ausbreiten der Mesodermschicht über die Ektodermschicht ohne Faltenbildung hervor. *Plodia* zeigt in dieser Beziehung Übereinstimmung mit *Endromis*. Bei *Plodia* konnte allerdings segmentale Mesodermbildung beobachtet werden und darüber hinaus eine Ausbreitung der Mesodermschicht nach vorne, nach hinten und nach den Seiten mit deutlich segmentaler Anhäufung. Schwangart trifft keine Entscheidung, ob die Mesodermbildung bei *Endromis* streng segmental erfolgt.

Von älteren Autoren wird auch immer wieder bei Lepidopteren die Rinnenbildung beschrieben (Toyama (1902) bei *Bombyx*, Schwartze (1899) bei *Lasiocampa* und *Ocneria*, Graber (1890) bei *Pieris*, Bobretzky (1878) bei *Porthesia*).

In der gleichen oben zitierten Arbeit von Eastham (1931) wird angegeben, daß die Entodermanlage aus einer Zellproliferation am oralen und analen Ende des Keimstreifens entsteht. Schwangart beschreibt sie als Entodermkeil, der ebenfalls aus einer Zellproliferation hervorgeht. Die Bildung der Entodermanlage bei *Plodia* stimmt weitgehend mit den bei *Endromis* geschilderten Verhältnissen überein. Sie ist bei *Plodia* eine bipolare, selbständige Differenzierung des oberen Blattes. Außer bei Eastham (1930) und Schwangart (1904) ist eine bipolare Entstehung des Entoderms von Toyama (1902) und Hirschler (1906) angegeben worden. Eine ausgesprochene Rohrbildung, wie sie Hirschler bei *Catocala* beobachtet und beschreibt, liegt bei *Plodia* nicht vor. Wohl aber kommt es bei *Plodia* zu einer sekundären Entodermanlage längs der ganzen Körperlinie.

VI. Organanlage.

a) Darmentwicklung.

Obwohl Entstehung und Herkunft der drei großen Darmabschnitte: Vorderdarm, Mitteldarm und Enddarm, bei den Lepidopteren nicht mehr umstritten werden, so bestehen doch immer wieder Meinungsverschiedenheiten bezüglich des Ausmaßes, mit dem sich das Entoderm an der Mitteldarmbildung beteiligt. Vorder- und Enddarm entstehen rein ektodermal; für den Mitteldarm jedoch werden über den Anteil der Entodermelemente am Aufbau des Mitteldarmepithels die verschiedensten Angaben gemacht. Ein Teil der Autoren behauptet, daß der Mitteldarm einzig aus der bipolaren Entodermanlage entsteht; der andere Teil, daß außer der bipolaren Entodermanlage auch die sekundären Entodermzellen längs der ganzen Körperlinie sich an der Bildung des Mitteldarmes beteiligen. Die Gegner der letzten Meinung geben an, daß jene »sekundären Entodermzellen« überhaupt nicht entodermale Bildungen seien. Damit ist die Streitfrage über die Bildung des Mitteldarmes genau genommen vor die Entscheidung gestellt, was man unter Entoderm zu verstehen hat.

Die Darmentwicklung bei *Plodia* beginnt mit der Einstülpung des Stomodäums. Dieses wird am Vorderende durch eine Ektodermeinstülpung angelegt, sobald das Wachstum des Vorderendes beendet ist. Es entsteht direkt unter dem Kopflappensegment; der Ort seiner Entstehung ist in Abb. 25 angedeutet. Die Einbuchtung ist ziemlich steil, die Rohrbildung ist sehr eng, nicht weitlumig. Das blinde Ende erscheint pilzhutartig verbreitert. Die Ektodermlamelle, die das Stomo-

däum abschließt, wird sehr bald häutig (Abb. 26). Sie ist durch die Färbung des Plasmas und durch die Beobachtung des Pilzhutrandes als ektodermale Zellage zu erkennen. Mit der Entrollung der vorderen Segmente, die vor allem die Kopfsegmente betrifft, wird die Stomodäumöffnung verschoben, so daß sie etwas dorsalwärts vom vorderen Eipol zu liegen kommt. Der Stomodäumtubus erscheint als ein sehr enges, langes Rohr, das mit seinem blinden Ende schräg nach dem zweiten Thorakalsegment zeigt. In der Blastokinese nimmt die Stomodäumöffnung infolge der Verlagerung des Antennensegmentes aus der postoralen in die präorale Lage ihre endgültige Stellung am vorderen

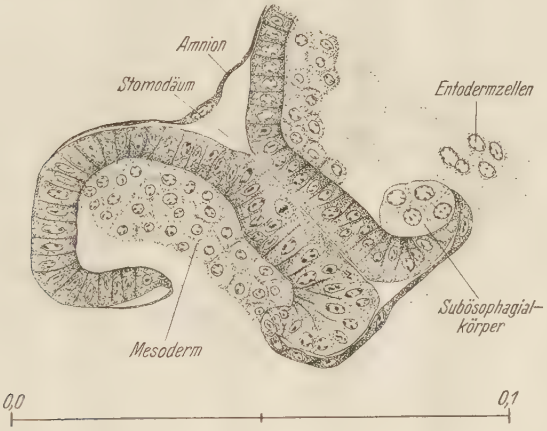


Abb. 26. Bildung des Stomodäums (4 μ; Carnoy; HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylin-Eosin).

Körperende ein. Der Stomodäumtubus kommt in die Richtung der Körperachse zu liegen; er reicht bis zum zweiten Thorakalsegment. Die orale Entodermanlage bleibt unterhalb des Stomodäums liegen, sie wird mit der zunehmenden Länge desselben nach rückwärts geschoben. Später legt sie sich als feine Lamelle über den pilzhutartigen Verschluß des Stomodäums. Dadurch, daß die Ektodermlamelle über dem blinden Ende des Stomodäums nach Anlagerung der Entodermlamelle sehr schnell häutig wird und dann verschwindet, wird der Eindruck erweckt, der Verschluß des Stomodäums sei von vornherein entodermal. Dieses Umändern und Schwinden der Ektodermlamelle habe ich unter größten Schwierigkeiten, aber einwandfrei feststellen können.

Neben dem Stomodäum liegt der Subösophagialkörper (Abb. 26 u. 29). Die neben dem Subösophagialkörper liegenden Blutzellen haben

keine Beziehung zu diesem. Toyama (1902) leitet bei *Bombyx* die Blutzellen aus dem Subösophagialkörper ab.

Die Proktodäumbildung liegt zeitlich um soviel hinter der des Stomodäums als das Hinterende dem Vorderende in seinem Längenwachstum nachhinkt. Abb. 21 b zeigt das Stadium, in dem das Proktodäum angelegt wird. Das Proktodäum erscheint als eine flache Eindellung im Ektoderm ventral am äußersten Ende des Keimstreifens (Abb. 27). Die Höhlung dieser Einbuchtung steht deutlich senkrecht zum Amnion. Sie ist klar von jeder anderen Eindellung zu unter-

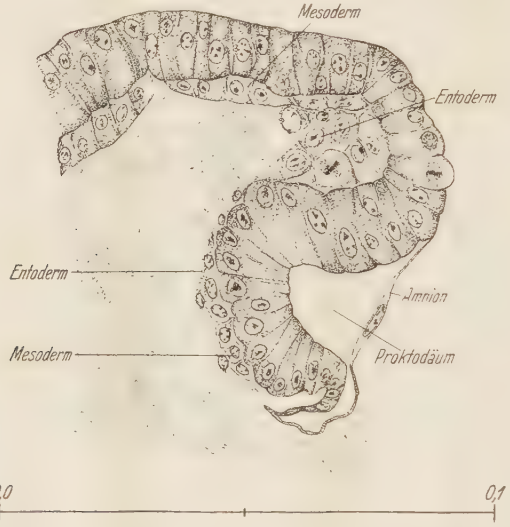


Abb. 27. Proktodäum-Einstülpung (3 μ; Carnoy; Heidenhain-Eisenhämatoxylin-Eosin).

scheiden. Durch lebhafte Zellteilungen, die fast alle in Richtung des Proktodäumtubus stehen, wächst letzterer sehr schnell zu einem weitoffenen Rohre aus, das an seinem einwärts gelegenen Ende durch eine breite Zellage geschlossen bleibt; dabei wächst das blinde Ende ebenfalls wie beim Stomodäum pilzhutartig aus (Abb. 28). Während der Keimstreifen die rückläufige Drehung vollführt, wird das Proktodäum gleichzeitig so verlagert, daß seine Öffnung etwas dorsalwärts vom hinteren Eipol zu liegen kommt. In Abb. 21 ist seine Lage kurz vor der Blastokinese eingezeichnet. Bei der Lageveränderung bleibt sein blindes Ende stets gegen die letzten Abdominalsegmente gerichtet. Erst in der Blastokinese nimmt es seine endgültige Richtung parallel der Längsrichtung des Abdomens ein und reicht bis zur Höhe des fünften Abdominalsegments. Die anale Entodermanlage schiebt sich

frühzeitig als eine feine Lamelle über das blinde Ende des Proktodäums; mit dem Längenwachstum desselben wird das Entoderm einwärts geschoben. Der ektodermale Verschluß des Proktodäums bleibt lange Zeit als breite Zellage erhalten im Gegensatz zu dem ektodermalen Verschluß des Stomodäums, der sehr bald häutig wird und verschwindet (vgl. Abb. 26 u. 28, die dem gleichen Entwicklungsstadium entsprechen).

Von den seitlichen Rändern des Stomodäums und Proktodäums ziehen sich die Entodermzellen in der Form eines feinen Stranges über

Abb. 28. Proktodäumbildung (4 μ; Carnoy; HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylin-Eosin).

die Dorsallinie des Embryos hin. Im Präparat sieht diese Anlage wie ein loser Zellstrang aus. Es sind das die ersten Mitteldarmanlagen, die langsam aufeinander zuwachsen. Die auf der medianen Körperlinie dorsal aufliegenden losen Zellelemente, die im vorherigen Abschnitt als sekundäre Entodermzellen beschrieben worden sind, erstreben eine Verbindung mit diesen seitlichen Strängen (Abb. 29 u. 30) und bilden mit ihnen zusammen das Mitteldarmepithel. Noch kurz vor und während der Blastokinese kommt die Rohrbildung der Mitteldarmanlage zustande. Es sind bereits dann, wenn der Embryo sich in der S-förmigen Krümmung der Blastokinese befindet, die drei Darmabschnitte klar zu unterscheiden. Der ektodermale Vorderdarm und Enddarm, beide mit der ganz typischen Anordnung der Zellen in einem charakteristischen

ektodermalen Epithel, setzen sich scharf ab von dem ganz anders gearteten Epithel des Mitteldarms (vgl. Abb. 31 u. 32). Die Zellen des letzteren liegen nicht so streng aneinander, sie sind heller und erscheinen größer. Die Enden der einzelnen Darmabschnitte stehen wie Hohlzylinder aufeinander und sind anfangs noch durch feine Grenzlamellen gegeneinander abgesetzt. Der Mitteldarm erstreckt sich deutlich über sechs Segmente; seine Anlage ist im Prinzip beendet, wenn der Embryo die Umrollung vollzieht.

Abb. 29. Mitteldarmanlage am blinden Ende des Stomodäums (4 μ; Carnoy; H.E.H.).

Fasse ich die Ergebnisse der Mitteldarmbildung bei *Plodia* nochmals kurz zusammen, so ergibt sich, daß dieselbe deutlich von den Entodermanlagen an Kopf- und Schwanzende des Embryos ausgeht und auf der ganzen Körperlinie über sechs Segmente hinweg von Entodermelementen vervollständigt wird. Im Stadium der Blastokinese sieht man sehr deutlich die beiden verschiedenartigen Epithelien gegeneinander abgesetzt. Die Durchstoßung erfolgt unmittelbar nach der Umrollung.

Mit dieser Beobachtungen schließe ich mich der neueren Auffassung an, die den Mitteldarm als Derivat des unteren Blattes ansieht. Schwangart (1904) leitet bei *Endromis* die Mitteldarmanlage von dem oralen und analen Entoderm ab. Hirschler (1906) beschreibt ein bipolares und längs der ganzen Körperlinie entstehendes Mitteldarm-

epithel. Eastham (1931) beobachtet bei *Pieris*, daß sich der Mitteldarm aus je zwei Strängen des Entoderms von den blinden Enden des Stomodäums und Proktodäums aus bildet. Diese beiden Stränge wachsen aufeinander zu und schließen sich zum Darmrohr zusammen. Daß Dotterzellen, die durch ihre Größe von den übrigen Dotterzellen unterschieden werden können, sich zum definitiven Darmepithel zusammenreihen und dadurch die ursprünglichen entodermalen Darmbildner ersetzen, wie Stuart (1937) für *Melanoplus* angibt, trifft für *Plodia* keinesfalls zu.

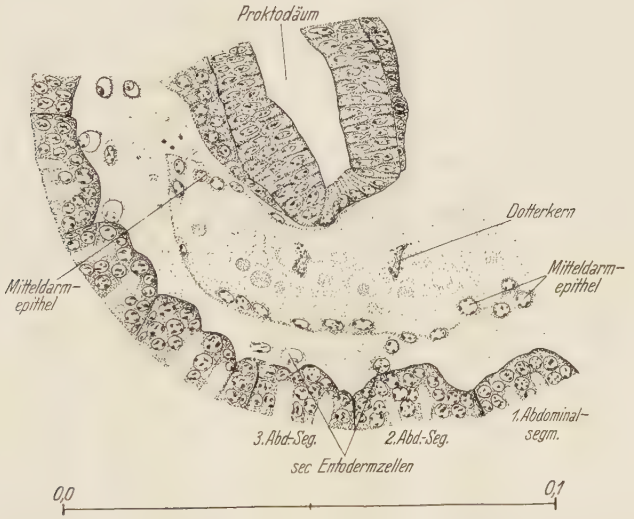


Abb. 30. Mitteldarmanlage am blinden Ende des Proktodäums und längs der dorsalen Körperlinie (4 μ; Carnoy; Heidenhain-Eisenhämatoxylin-Eosin).

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von Sehl (1931), nach denen das Proktodäum zuerst angelegt wird, entsteht bei *Plodia* zuerst das Stomodäum. Es hat jedoch nicht die auffallende Ausdehnung wie das Proktodäum und sein schlauchförmiges Lumen ist sehr eng. Darum ist es auch viel schwieriger zu erkennen.

b) Entstehung der Malpighischen Gefäße und der Oesophagusklappen.

Die Entstehung der Malpighischen Gefäße sowie der Klappen, die unmittelbar an der Grenze zwischen Stomodäum und Mitteldarm liegen, ist immer noch sehr umstritten. Es soll in diesem Abschnitt für *Plodia* klargestellt werden, welchem Keimblatt die Bildung dieser Organe zukommt.

In Abb. 26 und 28 zur Darmentwicklung sind immer wieder die Aussackungen am blinden Ende des Proktodäums gezeichnet. Durch Umschlagen des ektodermalen Epithels wird der schirmartige Verschluß des Proktodäums nach rückwärts gezogen. Es entstehen aus diesen

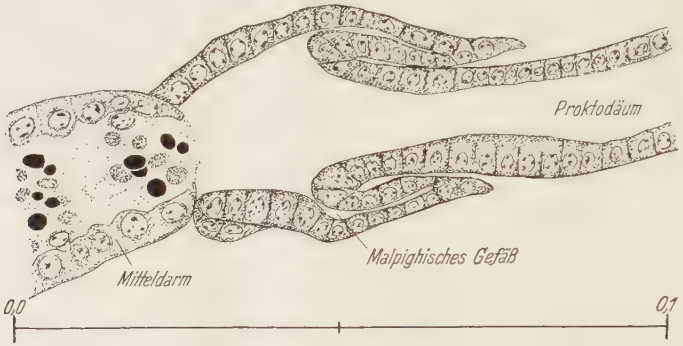


Abb. 31. Anlage der MALPIGHIschen Gefäße (3 μ; Carnoy; HEIDENHAIN-Eisenhämatoxylin-Eosin).

Ektodermlamellen drei Tuben, die mithin rein ektodermalen Ursprungs sind. Erst spät, wenn diese Anlage vollendet ist, wird der obere Verschluß des Proktodäums häutig und wird dann sehr schnell aufgelöst. Die entodermale Lamelle des Mitteldarmes, welche der vorhin genannten ektodermalen Lamelle dicht aufliegt, verschwindet sehr viel später.

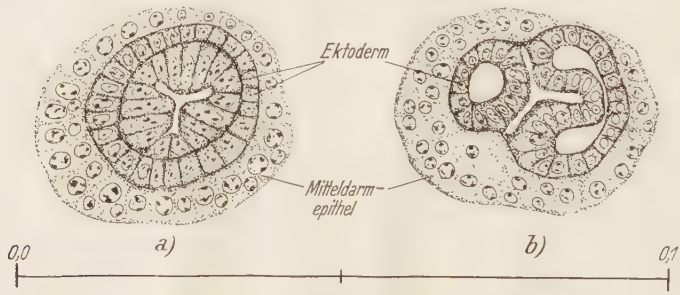


Abb. 32. Querschnitt durch die Ansatzstelle vom Stomodäum und Mitteldarm (4 μ; Carnoy; Azan).

Dadurch aber, daß sich oberhalb der Anlage der MALPIGHIschen Gefäße das Proktodäum noch etwas in die Länge streckt (Abb. 31), bleibt kein Zweifel über die rein proktodaeale, damit also ektodermale Entstehung der MALPIGHIschen Gefäße.

An dem blinden Ende des Stomodäums sind ähnliche Bildungen zu beobachten. Es legen sich auf die gleiche Weise wie beim Proktodäum zur Richtung des Stomodäums rückläufige Buchten an. Sie er-

reichen aber nicht die Länge der analogen Gebilde am Proktodäum. Obwohl die Grenzlamelle in einem sehr viel früheren Stadium (Abb. 26 u. 29) häutig wird, so ist doch ihre Bildung als rein ektodermal zu betrachten. Die Abb. 32 zeigt Querschnitte durch die Ansatzstelle von Vorder- und Mitteldarm. Der Schnitt 32b liegt etwas schräg durch die Ansatzstelle; er zeigt fast besser als der um 4 μ entfernte nächstfolgende Schnitt, daß die Buchten vollständig in allen Teilen aus Ektoderm aufgebaut sind. Der Längsschnitt Abb. 33 durch einen Embryo im gleichen Entwicklungsstadium zeigt, daß obwohl das entodermale Mitteldarmepithel etwas über die ektodermale Zellschicht des Vorderdarmes übergreift, diese jedoch keinen Anteil an der Klappenbildung hat.

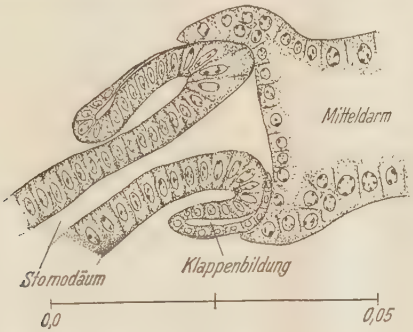


Abb. 33. Längsschnitt durch die Ansatzstelle von Stomodäum und Mitteldarm (4 μ; Carnoy; Azan).

Bei *Plodia* sind also der ganze Vorderdarm und der ganze Enddarm samt ihren Anhängen rein ektodermaler Herkunft.

Henson vertritt bei seinen Untersuchungen an *Pieris* die Ansicht, daß die blinden Enden beider Darmabschnitte entodermal sind. Er beschreibt einen Zellring, den Interstitialring, der scharf die proktodaeale Grenze markiert. Die Aussackungen an den Grenzen sind nach seiner Schilderung entodermal und für Amphibien, Crustaceen, Arthropoden, Lepidopteren und Dipteren homolog. Bei *Pieris* bestehen die Malpighischen Gefäße aus drei Regionen und es entsteht: a) der funktionelle Teil aus Entoderm, b) der Interstitialring als ein Derivat des Mitteldarmes, also auch entodermal, c) der gemeinsame Gang aus Proktodäumzellen, also ektodermal.

M. Drummond hat neuestens in einer kleinen Arbeit[1] über *Ephestia* die rein ektodermale Natur der Malpighischen Gefäße auch bei dieser Motte nachgewiesen. Die Arbeit wurde mir leider erst nach Abschluß meiner Abhandlung zugänglich.

c) Entstehung des Nervensystems.

Sobald die Anlage von Mesoderm und Entoderm vollendet ist, differenzieren sich aus dem Ektoderm Kerne heraus, die durch ihre

[1] Quart. J. micros. Sci. 78, 533—540.

Größe auffallen. Sie liegen in dem mehrschichtig gewordenen Ektoderm über einer ventralen, einschichtigen Zellage reihenweise nebeneinander. Im Querschnitt sind es rechts und links vom Keimstreifen je fünf solcher Neuroblasten, die durch eine longitudinale, tiefe und sehr enge Rinne in der ventralen Mittellinie getrennt sind (Abb. 34). Über der Rinne liegen kleinere Neuroblasten. Im Längsschnitt erscheinen die Neuroblasten ebenfalls in einer Zellreihe liegend, die intersegmental durch Ektodermzellen unterbrochen wird (Abb. 28). Die Neuroblasten teilen sich stets senkrecht zur ventralen Oberfläche; jedem Neuroblasten liegen zwei Zellketten kleiner Tochterzellen auf. Durch Anordnung und

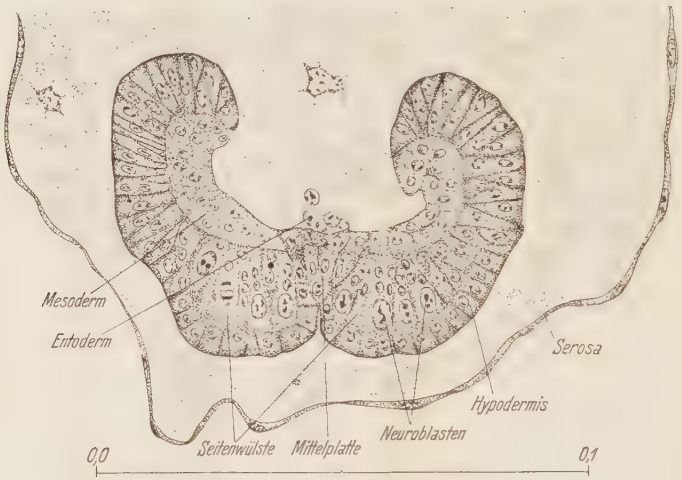


Abb. 34. Anlage des Nervensystems im 5. Abdominalsegment (5 μ; Carnoy; H.E.H.).

Teilungsrichtung der Neuroblasten kommt es zu Wulstbildungen. Die dermatogene Zellage auf der ventralen Seite der Neuralwülste bleibt dadurch einschichtig, daß ihre Kerne sich nur in tangentialer Richtung teilen.

Die neurogenen Zellmassen grenzen sich im Verlauf ihres Wachstums auch von den seitlichen Ektodermzellen ab; an ihrer dorsalen Seite entsteht die jugendliche Punktsubstanz, die erst frei an den Epineuralsinus grenzt, später aber wieder von neurogenen Zellen bedeckt wird.

Die Neuralwülste sind die Anlagen der Ganglien; die Zellen des Mittelfeldes die der Querkommissuren; die Längskommissuren werden durch spätere, intersegmentale Verlagerung einiger weniger Neurogenzellen angelegt. Es werden elf Abdominalganglien ausgebildet und drei Thorakalganglien.

In der Kopfregion werden vor der Blastokinese nach dem gleichen Schema wie im Thorax und Abdomen die Schlundganglien angelegt. Die Gehirnanlage erscheint dreiteilig entsprechend den drei Kopfsegmenten. Das Präantennensegment über dem Stomodäum bildet die sehr umfangreiche Nervenmasse des Protencephalons aus. Das Antennensegment liefert das Deuterencephalon, welches vor der Blastokinese noch unterhalb des Stomodäums als runde Zellmasse zu erkennen ist. In dem nächstfolgenden Prämandibularsegment wird das Tritencephalon angelegt.

Die Entstehung des gesamten Nervensystems vollzieht sich bei *Plodia* genau wie bei allen übrigen Lepidopteren (Toyama (1902) *Bombyx*, Eastham (1931) *Pieris*).

Die nachträglichen Veränderungen besonders der Schlundganglien vollziehen sich nach der Blastokinese und sind nicht weiter beobachtet worden.

VII. Blastokinese.

Die Umrollung des Embryos aus der dorsalen in die ventrale Krümmung, die Blastokinese, vollzieht sich bei *Plodia* $2^1/_2$ Tage nach der Eiablage innerhalb von 2 Stunden! Ich habe den Vorgang der Blastokinese sehr klar am lebenden Ei unter dem Mikroskop in allen Phasen beobachten können.

In Abb. 21d ist der Embryo kurz vor dieser Umrollung gezeichnet; er liegt zu dieser Zeit in einer Ebene. Alsbald beginnt er sein anales Körperende zu strecken, so daß es fast parallel der kleinen Eiachse liegt, während es vorher etwas nach dem Eiinnern zu eingekrümmt war. Dann werden die letzten 3—4 Segmente etwa rechtwinkelig nach der lateralen Seite umgebogen, die äußerste Spitze dreht sich weiter längs des Chorions, beschreibt dabei einen Halbkreis und kommt so an die Ventralseite des Eies zu liegen. Die nächstfolgenden Segmente werden dabei nachgezogen und dehnen sich stark. Kopf und Thorax werden während dieser Bewegung nicht verschoben. Dadurch kommt, sobald das anale Körperende die Ventralseite erreicht hat, die stark S-förmige Krümmung des Embryos zustande (Abb. 35). Im weiteren Verlauf der Umrollung streckt sich das Hinterende sehr stark in die Länge, schiebt sich dabei längs der Ventralseite nach dem vorderen Eipol zu und zieht die übrigen Segmente mit. Das Kopfende, welches vorher noch an der Dorsalseite des Eies lag und leicht nach dem Innern geneigt war, wird langsam in die Richtung der großen Eiachse geschoben und erleidet eine leichte Überkrümmung nach der Ventralseite zu. Je mehr jedoch

der ganze Embryo in die Länge wächst, um so mehr wird diese kleine Überkrümmung aufgehoben. Damit ist die eigentliche Blastokinese beendet. Die späteren Lageveränderungen des Embryos sind weniger von Bedeutung, weil sie bloß dadurch hervorgerufen sind, daß die junge Raupe nach dem restlichen Dotter sucht.

Bei *Pieris* vollzieht sich die Umrollung wesentlich einfacher als bei *Plodia*. Eastham beschreibt nämlich, daß sich der ganze Embryo in der Blastokinese so stark kontrahiert, daß er nur noch die Länge des Eies einnimmt; dann beginnen Vorder- und Hinterende nach der Ventralseite zu wachsen. Das Stadium der S-förmigen Krümmung fehlt also bei *Pieris*.

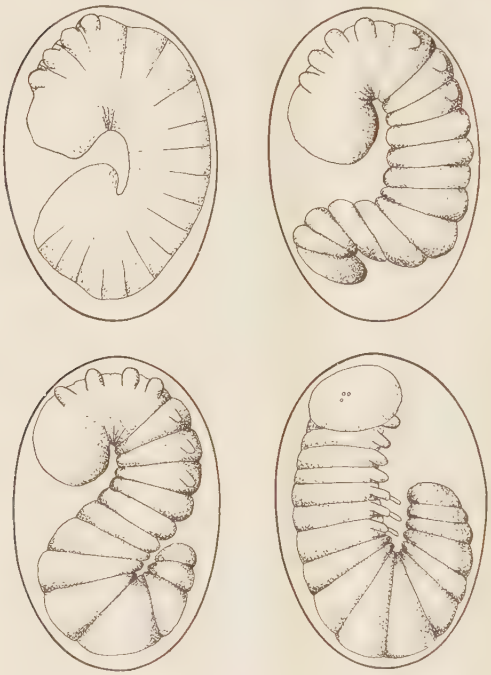
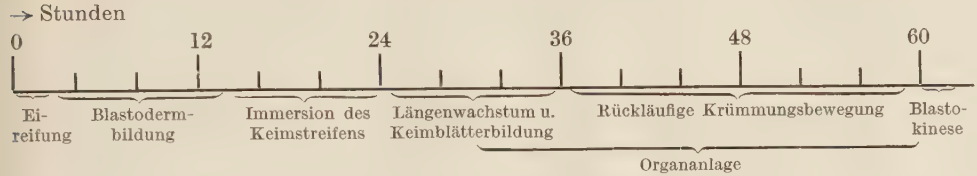


Abb. 35. Schematische Darstellung der Blastokinese vom *Plodia* (nach Beobachtungen am lebenden Ei gezeichnet).

Während der Blastokinese vollziehen sich mannigfache Veränderungen am Keimstreifen, die zum größten Teil in den vorhergehenden Kapiteln erwähnt wurden und an dieser Stelle nur zusammenfassend aufgezählt werden. Unmittelbar vor der Blastokinese erfolgt der Rückenschluß. Im ersten Stadium der Umrollung verschmelzen die drei letzten Abdominalsegmente zu einem einzigen. Das Proktodäum nimmt seine endgültige Lage in der Längsrichtung des Körpers ein. Am Kopfende wird die Stomodäumöffnung durch langsame Verlagerung des Antennensegmentes aus der präoralen in die postorale Lage ebenfalls in seine definitive Stellung geschoben. Im letzten Stadium der Blastokinese und kurz nachher beginnen sich die Mundgliedmaßen umzubilden; die drei Thoraxextremitäten werden stark verlängert; die vier Paar Afterfüßchen erscheinen als schwache Vorwölbungen am 2. –5. Abdominalsegment. Die Auflösung der Grenzlamelle zwischen den einzelnen Darmabschnitten beginnt.

An dieser Stelle möchte ich eine kurze Übersicht über die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien des Keimstreifens von *Plodia* von

der Eiablage an geben. Die Zuchttemperaturen betrugen dabei stets 22° C verbunden mit 50% rel. Feuchtigkeit.



VIII. Beitrag zur Biologie der Dörrobstmotte.

Die Dörrobstmotte *Plodia interpunctella* aus der Familie der Zünsler (Pyraliden) ist bei uns nicht heimisch. Sie wird aber dauernd mit Südfrüchten eingeschleppt und besitzt wie die Mehlmotte (*Ephestia Kühniella*) eine sehr große Anpassungsfähigkeit, so daß sie imstande ist, sich gleich dieser in unseren Breiten als unangenehmer Schädling einzubürgern.

Es konnte nicht Aufgabe dieser Arbeit sein, eine umfassende Biologie des Schmetterlinges aufzuzeichnen. Das ist in größerem Ausmaß jüngst von Lehmensick und Liebers (1938) geschehen. Es sollen hier nur einige bemerkenswerte Beobachtungen aufgezeichnet werden, die ich während der 20 Monate langen Zucht gemacht habe und die Ergänzungen zu der oben zitierten Arbeit darstellen.

Die Zuchtmethoden waren die gleichen wie von Lehmensick und Liebers. Die Tiere wurden in Glasdosen gehalten und mit einem Mischfutter von Mandeln, Nüssen und Feigen aufgezogen. Am mühelosesten gestaltet sich die Aufzucht in den Monaten von Mai bis September, viel sorgfältiger dagegen müssen Wintertiere gepflegt werden, wenn man sie bei durchschnittlichen Temperaturen von 20—24° C halten will. Es ist mir jedoch auch gelungen, Zuchten in einem völlig ungeheizten Zimmer bei Temperaturen von 10—12° C über den Winter zu bringen.

Die günstigsten Temperaturen bei einer Aufzucht liegen zwischen 20° und 23° C bei einer gleichzeitigen relativen Feuchtigkeit von 45—60%. Trotzdem die optimalen Bedingungen bei meiner Aufzucht erfüllt waren, zeigten sich in der zweiten und dritten Generation bereits hohe Sterblichkeit der Raupen und starke Mißbildungen bei den Schmetterlingen, die auf eine noch ungenügende klimatische Anpassung zurückzuführen sind.

Das Ausgangsmaterial bezog ich aus einer Süßwarenfabrik und von Südfruchthändlern.

Die erste Generation hielt ich bei einer Temperatur von 25° C. Die Entwicklungsdauer betrug 55 Tage für die zuerst geschlüpfte Imago;

die durchschnittliche Entwicklungsdauer vom Ei bis zur Imago betrug jedoch rund 100 Tage für 80% der geschlüpften Schmetterlinge.

Die zweite Generation züchtete ich im Brutschrank bei 32° C und 40—50% relativer Feuchtigkeit. Die Entwicklungsdauer verkürzte sich wesentlich. Es ergaben sich für die Entwicklung folgende Zeitspannen:

Eiablage am	12. III. 1936	24. III. 1936	21. III. 1936
Erster Imago am	18. IV. 1936 ♀ ♂	21. IV. 1936 ♂ ♂	16. IV. 1936 ♀ ♂
Entwicklungsdauer: Ei-Imago	36 Tage	28 Tage	26 Tage

Bei Zimmertemperatur war die durchschnittliche Entwicklungsdauer (Ei-Imago) 53—56 Tage. In der dritten Generation verkürzte sich diese Zeit auf 35—40 Tage. Es ist anzunehmen, daß beim Zusammentreffen günstiger klimatischer Faktoren — etwa in südlichen Breiten — die Zahl der Generationen pro Jahr sich noch steigern kann.

Die frisch geschlüpften Weibchen sind noch nicht geschlechtsreif. Ihre Ovarien sind erst minimal entwickelt (siehe Abschnitt: Eizellenwachstum). Sie bleiben zunächst ruhig an den Wänden des Glasgefäßes sitzen. Nach 6 Stunden zeigt das Weibchen sich begattungslustig. Es hebt die letzten Segmente senkrecht zur Rückenlinie empor und strafft so die Segmentfalten, besonders die der vier letzten Segmente. Die Duftdrüsen, die sonst in den Segmentfalten verborgen liegen, kommen dadurch an die Oberfläche. Weiterhin streckt das Weibchen seine Legeröhre aus, so daß auch die Duftdrüse der häutigen Ansatzstelle frei sezernieren kann.

Wurde ein Weibchen nach dieser ersten Reizstellung nicht sofort begattet, so nahm es doch immer wieder von neuem die Reizstellung ein. Öfters konnte ich beobachten, wie ein etwa 3 Tage altes unbegattetes Weibchen versuchte, durch einen Flatterflug, der sonst nur für die Männchen typisch ist, die kopulationsunlustigen Männchen im gleichen Gefäß anzuregen.

Die Kopulationsdauer betrug bei einer Brutschranktemperatur von 32° C $^3/_4$ Stunde, bei Zimmertemperatur immer $1^1/_2$ Stunde: Voraussetzung war stets, daß beide Tiere normal entwickelt waren.

Narkotisierte ich bei Zimmertemperatur zwei Kopulanten, dann lösten sie sich immer, wenn ich die Narkose innerhalb der ersten 20 Minuten nach Beginn der Kopulation ansetzte. Später einsetzende Narkose vermochte die Tiere nicht wieder zu lösen. Erst eine Narkose nach

1—1 1/4 Stunde führte wieder zu einer Trennung des Paares. Demnach sind die ersten 20 Minuten und auch etwa die letzten 20 Minuten als Ruhestellung aufzufassen. Die Samenübertragung findet demnach in der Zwischenzeit statt. Häufig trennte ich kopulierende Paare 3/4 Stunde nach der Kopulation (meist unter Preisgabe des Männchens). In allen Fällen ging das Weibchen am nächstfolgenden Tage wieder in Reizstellung über. Die erste Eiablage erfolgte stets erst nach der zweiten, nunmehr ungestörten Begattung. Zwischen der Operation und der zweiten Kopulation erfolgte nie eine Eiablage.

Dieser Versuch zeigt eindeutig, daß ein Weibchen nach ungenügender Spermaaufnahme fähig ist, sich ein zweites Mal begatten zu lassen. Sehr oft konnte ich beobachten, daß ein junges Weibchen zum zweitenmal kopulierte, wenn das erste Männchen 3—4 Tage alt war. In den meisten Fällen betrug das Gelege nach der ersten Begattung 0—80 Eier; nach der zweiten Begattung wurde die normale Anzahl abgelegter Eier bis zu 250 Stück, einschließlich der Zahl des ersten Geleges, erreicht.

Wenn jedoch nach der ersten und zweiten Begattung durch normale Männchen keine Eiablage erfolgte, und das Weibchen sich ein drittes Mal begatten ließ, so blieb auch dann stets die Eiablage aus. Der Ausfall der Eiablage läßt in diesen Fällen auf einen pathologischen Zustand des Weibchens schließen. Ein gesundes Weibchen kopuliert nie mehr als zweimal. Eine dritte Kopulation gesunder Weibchen habe ich nie beobachtet.

Als Gegenstück zu diesen Beobachtungen war es bemerkenswert festzustellen, wie oft ein Männchen kopulierte. Weiterhin war es wichtig zu wissen, ob die in allen Fällen übertragene Spermamasse ausreichend war, um ein normales Gelege von 250—300 Eiern zu befruchten.

Es wurden zu diesen Versuchsreihen nur gesunde, kräftige Männchen ausgewählt; als Partnerinnen wurden ebenfalls nur gesunde, unbegattete, junge Weibchen genommen. Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe zeigt die nachfolgende Tabelle:

	1. ♀	2. ♀	3. ♀	4. ♀	5. ♀	6. ♀	7. ♀	8. ♀	Gesamtsumme
A. ♂	271	205	281	115					872
B. ♂	278	295	127	132					832
C. ♂	273	265	134	245					917
D. ♂	247	229	259	236					971
E. ♂	238	255	141	131	157	181	90	45	1258

Die erste wagerechte Reihe gibt die Anzahl der Kopulationen eines Männchens an, die gleichbedeutend ist mit der Zahl der Weibchen, die von diesem Männchen begattet worden sind. Die erste senkrechte Reihe enthält die einzelnen männlichen Versuchstiere. Die inneren Reihen geben die Anzahl der abgelegten Eier eines jeden Weibchens an.

Die Tabelle zeigt, daß ein Männchen während seines Lebens (Lebensdauer etwa 10 Tage) imstande ist, viermal zu kopulieren, und zwar werden die Kopulationen in Abständen von zweimal 24 Stunden vollzogen. Die Tabelle gibt nur einen geringen Ausschnitt aus einer großen Versuchsreihe wieder. Viermalige Kopulation konnte ich immer wieder bei einem normalen Männchen beobachten, in einem Fall beobachtete ich sogar eine achtmalige Kopulation (E); am Schluß der Tabelle ist dieses zur Darstellung gebracht. In der senkrechten Endreihe der Tabelle sind die Gesamtzahlen der von einem Männchen befruchteten Eier aufgeführt. Diese Zahl ist eine Maßzahl für die abgegebene Spermamasse eines Männchens. Die Tabelle weist in dieser Endreihe auf, daß die von einem Männchen abgegebene Spermamasse ausreichend ist für die Befruchtung von rund 800—900 Eiern. Es sei noch bemerkt, daß von jedem Gelege etwa 10—15 taube Eier abgerechnet werden müssen; wenn man diese Tatsache berücksichtigt und eine entsprechende Zahl von der Gesamtzahl der in der letzten Reihe aufgeschriebenen Eier abzieht, so ergibt sich die Zahl von rund 800 Eiern, die eben von einem Männchen befruchtet worden sind.

Zum Beweis der umfangreichen Befruchtungsfähigkeit eines Männchens muß noch hervorgehoben werden, daß diese von einem Männchen befruchteten rund 800 Eier stets normales Schlüpfergebnis hatten.

Richards a. Thomson (Mehlmotte) und Vöhringer (Wachsmotte) haben häufiges Kopulieren der Männchen mit Erfolg beobachtet. Lehmensick und Liebers stellen mehrfaches Kopulieren der Männchen der Dörrobstmotte fest, lassen aber die Frage offen, ob diese Kopulationshandlungen jedesmal mit Spermaabgabe verbunden sind.

Das gesamte Gelege eines Weibchens beträgt nach wiederholten Zählungen 250—300 Stück in Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Lehmensick und Liebers. Dieselben haben das Auftreten von Ruhetagen zwischen den Legetagen als ein ungesundes Zeichen gedeutet. Nahm ich Schmetterlinge aus demselben Zuchtglas und hielt einen Teil bei Zimmertemperaturen von 18—20° C und den anderen Teil bei Temperaturen von 25—30° C, dann zeigte sich, daß bei ersteren stets die sogenannten Ruhetage auftraten, bei den letzteren nicht.

Hieraus darf man schließen, daß die Legetätigkeit bzw. das Auftreten von Ruhetagen eine Funktion der jeweiligen Zuchttemperaturen ist. Das Gesamtgelege war stets gleich groß, unabhängig von den Zuchttemperaturen; bei Tieren, die bei Zimmertemperaturen gehalten wurden und bei denen infolgedessen Ruhetage aufgetreten waren, war die Lebensdauer im Vergleich zu den Tieren, die bei Brutschranktemperaturen gehalten wurden, verdoppelt.

Eine besondere Erwähnung verdienen noch die von der normalen Eiform abweichenden »Zitroneneier« (Lehmensick und Liebers). In den von mir beobachteten Gelegen kamen sie häufig vor, und zwar stets mit normalgeformten Eiern vermischt. Norris sieht die Form mit ausgezogener Spitze als Normalform an. Die Zitroneneier fand ich stets nur im 1. Gelege eines Weibchens und dann immer mit normalen ellipsoid geformten Eiern vermischt. Sie fanden sich immer dann, wenn das Weibchen 24 Stunden und länger auf die Begattung hatte warten müssen. Unter dem Mikroskop fand ich stets die Mikropylenöffnung seitlich an der Zitronenspitze liegen. Diese Tatsache läßt folgenden Schluß zu: Das Weibchen produziert in der Wartezeit immerfort Eier. Diese Eier stauen sich im Eileiter an, vor dem Ductus seminalis; sie erleiden dabei eine geringe Deformierung. Der Eipol mit der Mikropylenöffnung zieht sich zu der Spitze aus, so daß die Mikropyle selbst seitlich zu liegen kommt und im späteren Vorbeigleiten an dem Ductus seminalis von der Seite her Sperma aufnehmen kann. Demnach sind die Zitroneneier keine wahren Mißbildungen, sondern mechanisch entstandene Zwangsformen, die auch unter ungünstigen Verhältnissen eine möglichst hochprozentige Befruchtung garantieren.

Von Lehmensick und Liebers (1938) sind häufig an Fliegenfängern, die voller *Plodia*-Weibchen klebten, Jungraupen beobachtet worden. Um Aufschluß über diesen Befund zu erhalten, machte ich folgende Versuche: Weibchen vor der zweiten Eiablage (die erste Eiablage wurde übergangen, weil die ersten 10—15 Eier taub, d. h. unbefruchtet sind) wurden in Ätherrausch versetzt und das Abdomen sofort abgeschnitten. 2 Minuten nach der Betäubung fing der abgeschnittene Körper an, sich rhythmisch zu kontrahieren, ähnlich wie bei der normalen Eiablage. Zunächst wurden 12—15 Eier aus der Legeröhre herausgeschoben. Ich entfernte diese Eier; sie entwickelten sich normal, waren also befruchtet. Die Abdomina wurden weiter beobachtet; nach 14 Tagen erst kam bei allen (20 Abdomen hatte ich auf diese Weise präpariert) ein 2—3 mm langes Räupchen zum Vorschein, das sich aus Gespinst und Resten des mütterlichen Körpers ein Röhrchen gebaut

hatte. In jedem Abdomen zählte ich ein Räupchen; nur in einem Falle waren zwei zu beobachten; beide waren aber ungleich groß. Die an den 20 Abdomina gemachte Beobachtung zwingt zu dem Schluß, daß, nachdem 12—15 Eier aus der Legeröhre herausgeschoben waren, die in Narkose angeregten Muskeln erlahmten, aber immerhin noch imstande waren, ein Ei bis hinter den Ductus seminalis vorzuschieben und auch zu befruchten. Folglich konnte dieses Ei sich ganz normal entwickeln, die Jungraupe schlüpfte im mütterlichen Abdomen und lebte auf dessen Kosten!

In Narkose legte nur zweimal je ein Weibchen eine Eikette ab. Eine davon war sehr locker gefügt und fiel beim Fixieren auseinander. Die Eier waren befruchtet. Bei der anderen Eikette konnte ich unter dem Mikroskop feststellen, daß die einzelnen Glieder der Kette noch von Resten der Ovariolenwand zusammengehalten waren und nicht von der glashellen Klebesubstanz, mit der normalerweise die Weibchen von *Plodia* ihre Eier an die Unterlage ankleben. Diese Eier zeigten nach mehreren Tagen auch keinerlei Entwicklung. Sie waren mithin in einem völlig unreifen Zustand abgelegt worden, wahrscheinlich infolge zu starker Narkose. Ähnliche, echte Eiketten sind u. a. von Haase (1902) bei *Ephestia Kühniella* und von Lehmensick und Liebers ebenfalls bei *Ephestia Kühniella*, *E. elutella*, *Plodia interpunctella*, *Pyralis farinalis* und *Paralispa gularis* beobachtet worden.

IX. Zusammenfassung.

Es wurde die Embryonalentwicklung von *Plodia* bis zur Blastokinese histologisch untersucht. Es ergab sich:

1. Die Ovariolen sind nach dem polytrophen Typ gebaut; die Eibildung erfolgt nutrimentär: in der ersten Wachstumsperiode obliegt die Eiernährung ausschließlich den Nährzellen, in der zweiten Wachstumsperiode dem Follikelepithel.

2. Die Chorionbildung erfolgt durch Sekretion des Follikelepithels; die Eihülle ist in ihrer Grundform Abdruck der Follikelzellen. Es werden zwei Eihüllen gebildet, Chorion und Dotterhaut.

3. Die Mikropyle wird von vier Mikropylenbildungszellen geformt; diese bilden einen Kanal, durch den anfänglich der Dotterstrom persistiert und der später als Mikropylenkanal bestehen bleibt.

4. Bei der Eireifung zeigt der weibliche Kern Diminution der Chromatinsubstanz in der ersten Reifeteilung. Als Chromosomenzahl konnte ich für *Plodia* 36 (37) feststellen.

5. Das Blastoderm ist unsymmetrisch gebaut; die intravitellinare Sonderung erfolgt ohne Rückwanderung von Blastemkernen.

6. Es werden zwei Embryonalhüllen, Amnion und Serosa, ausgebildet.

7. Die Formveränderungen des Embryonalstreifens von dem Stadium des immersen Keimstreifens ab bis zur Blastokinese sind klargestellt worden.

8. Die Differenzierung der Keimblätter beginnt mit den Formveränderungen am Keimstreifen; die Mesodermbildung vollzieht sich durch Invagination einer Mittelplatte mit Rinnenbildung; das Entoderm entsteht bipolar und längs der medianen Körperlinie.

9. Vorderdarm und Enddarm sind rein ektodermal; der Mitteldarm ist entodermal und entsteht aus der bipolaren und der allseitigen Entodermanlage.

10. Die Malpighischen Gefäße sind rein ektodermal, ebenso die Klappen zwischen Oesophagus und Mitteldarm.

11. Die Anlage des Nervensystems erscheint kurz nach der Keimblätterbildung; es werden 11 Abdominalganglien angelegt.

12. Die Blastokinese, d. h. die Umwendung des Embryos aus der Dorsalkrümmung in die Ventralkrümmung ist nach Beobachtung im Leben beschrieben.

13. Aus der Biologie des Schmetterlings sind Beobachtungen über Entwicklungsdauer (Ei-Imago), Befruchtungsfähigkeit der Männchen und Eiablage der Weibchen aufgezeichnet, die einen Hinweis über Bedeutung und Gefährlichkeit von *Plodia* als Speicherschädling geben.

Schrifttum.

(Die Literatur vor 1900 ist, soweit nicht Lepidopteren als Untersuchungsobjekte dienten, in dieser Aufstellung nicht berücksichtigt worden. Ich verweise dieserhalb auf die umfangreichen Literaturangaben bei **Depdolla** und **Hirschler** 1928.)

Barth, R. (1937): Herkunft, Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden. Zool. Jb. **58**. — **Belar, K.** (1931): Befruchtung. Handwörterbuch der Naturwissenschaften **1**. 2. Aufl. — **Blunck, H.** (1914/24): Entwicklung des Dytiscus marginalis. 1.—3. Teil. Z. wiss. Zool. **111**. **117**, **121**. — **Bobretzky, H.** (1878): Über die Bildung des Blastoderms und der Keimzellen bei den Insekten. Ebenda **31**. — **Czerski, S.** (1904): Die Entwicklung der Mitteldarmanlage bei Meloe violaceus Marsh. Poln. Arch. Biol. Wiss. **2**. — **Depdolla, P.** (1928): Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. Schröders Handbuch der Entomologie **1**. — **Dickel, O.** (1904): Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Z. wiss. Zool. **77**. — **Doncaster, B.** (1912a): The chromosomes in the ovogenesis and spermatogenesis of Pieris

brassicae and in the ovogenesis of Abraxas grossulariata. J. Genet. **2**. — **Drummond, M.** (1936): The Germinal Layers concerned in the Formation of the Alimentary Canal and Malpighian Tubules of Ephestia kühniella (Lepidoptera). Quart. J. microsc. Sci. **78**. — **Eastham, L.** (1927): A contribution to the embryology of Pieris rapae. Ebenda **71**, 3. Teil. — (1930): The formation of Germ Layers in Insects. Proc. Cambridge phil. Soc. **5**. — (1931): The Embryology of Pieris rapae. Organogeny. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) **219**. — **Eidmann, H.** (1929): Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren. I. Morphologischer Teil. Z. angew. Entomol. **15**. — **Escherich, K.** (1900): Über die Bildung der Keimblätter der Musciden. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. **77**. — (1901): Das Insekten-Entoderm. Biol. Zbl. **21**. — (1902): Über den sogenannten Mittelstrang der Insekten. Ebenda **22**. - **Ewest, A.** (1937): Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers Tenebrio molitor. Roux' Arch. **153**. — **Fricklinger, W.** (1918): Die Mehlmotte. München. — **Friederichs, K.** (1906): Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarmes bei den Käfern. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. **85**. — **Friedmann, N.** (1934): Ein Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Abdominalfüße bei den Schmetterlingsraupen. Soc. Sci. Fenn. Biol. **4**. — **Ganin, M.** (1869): Über die Embryonalhüllen der Hymenopteren- und Lepidopterenembryonen. Mem. Acad. St. Petersb. **14**. — **Graber, V.** (1888): Über die primäre Segmentierung des Keimstreifens bei Insekten. Morphol. Jb. **14**. — (1888/91): Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien **55**, **57**, **58**. — (1891): Zur Embryologie der Insekten. Zool. Anz. **14**. — **Groß, J.** (1903): Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jb. **18**. — **Grünberg, K.** (1903): Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Z. wiss. Zool. **74**. — **Haase, A.** (1928): Über einen merkwürdigen Fall von Eischnürenbildung bei der Mehlmotte (Ephestia kühniella). Anz. Schädl. **4**. — **Hasper, M.** (1911): Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane bei Chironomus. Zool. Jb. **31**. — **Hatschek, B.** (1877): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jena. Z. Naturwiss. **11**. — **Hegner, R. W.** (1914): Studies on Germ cells. I., II. J. Morph. a. Physiol. **25**. — **Henking, H.** (1890): Das Ei von Pieris brassicae L. Nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. Z. wiss. Zool. **49**. — (1891/92): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II., III. Ebenda **51**, **54**. — **Henson, H.** (1932): Development of the alimentary canal in Pieris and the entodermal origin of the Malpighian tubules of Insects. Quart. J. microsc. Sci. **75**. — **Hirschler, J.** (1906): Embryologische Untersuchungen an Catocala nupta L. Bull. Acad. Soc. Cracovie. — (1907): Entwicklungsgeschichtliche Studien an Lepidopteren. Bull. Soc. polon. L'avance Sci. Leopold. — (1909): Über die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei Gastroidea viridulla Deeg. Bull. Acad. Soc. Cracovie. — (1909): Die Embryonalentwicklung von Donacia crassipes L. Z. wiss. Zool. **92**. — (1912): Embryologische Untersuchungen an Aphiden (nebst theoretischen Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente). Ebenda **100**. - (1928): Embryogese der Insekten. Schröders Handbuch der Embryologie. — **Huettner, A. F.** (1924): The origin of the germ-cells in Drosophila melanogaster. J. Morph. a. Physiol. **37**. — **Huie, L. H.** (1917/18): The Formation of the germ-band in the egg of the Holly Tortrix

Moth Eudemis naevana. Proc. Roy. Soc. Edinb. **38**. — **Inkman, F.** (1933): Entwicklungsgeschichte des Kornkäfers, Calandra granaria. Zool. Jb. **56**. — **Korschelt, E.** (1886): Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Z. wiss. Zool. **43**. — (1887b): Über die Bildung der Eihüllen, Mikropylen, Chorionanhänge usw. bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. **51**. — (1891): Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jb. **4**. — (1936): Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. I und II. Jena. — **Kowalevsky** (1871): Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mem. Acad. Imper. Sci. St. Petersb. **16**. — **Kühn, A.** und **Henke, K.** (1932): Genetische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an der Mehlmotte (Ephestia kühniella Zell.). Abh. Ges. Wiss. Göttingen **15**. — **Lehmensick, R.** (1926): Zur Biologie, Anatomie und Eireifung der Rädertiere. Z. wiss. Zool. **128**. — (1929): Wasserstrahl-Luftpumpe im Dienste der mikroskopischen Technik. Zool. Anz. **86**. — **Lehmensick, R.** und **Liebers, R.** (1938): Beitrag zur Biologie der Dörrobstmotte. Z. angew. Entomol. **24**. — (1937): Die Oberflächenstruktur von Motteneiern als Bestimmungsmerkmal. Ebenda **24**. — **Leuzinger, H., Wiemann, R.** und **Lehmann, F. E.** (1926): Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke Carausius morosus. Jena. — **Leukart, R.** (1855): Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekteneiern. Arch. f. Physiol. — **Leydig** (1867): Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leopold. Carol. **33**. — **Mansour, K.** (1927): The Development of the larval and adult Mid-gut of Calandra oryzae. Quart. J. microsc. Sci. **71**. — **Martini, E.** (1925): Über die Präparation von Rädertieren in toto. Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. **12**. — **Metscherskaya, K.** (1931): Experimentelle Untersuchungen über die Permeabilität der wachsenden Oocyten in den Insektenovarien. Z. wiss. Biol. (B) **13**. — **Nabert, A.** (1913): Die Corpora allata der Insekten. Z. wiss. Zool. **104**. — **Nelson, J. A.** (1915): The Embryology of the Honey-Bee. Princeton University Press, London. — **Nelson, O. E.** (1934): The segregation of the germ-cells in the grasshopper Melanoplus differentialis. J. Morphol. **55**. — (1934): Development of the ovary in Melanoplus differentialis. Ebenda **55**. — **Noak, W.** (1901): Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Muciden. Z. wiss. Zool. **70**. — **Norris, M. J.** (1932): Contribution to the Study of Insect Fertility I. The Structure and Operation of the Reproductive Organs of the Genera Ephestia and Plodia (Lepidoptera, Phycitidae). Proc. Zool. Soc. Lond. — **Nusbaum, J.** und **Fulinski, B.** (1906): Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei Phyllodromia (Blatta) germanica L. Zool. Anz. **30**. — (1909): Entwicklung des Darmdrüsenblattes von Gryllotalpa vulgaris. Z. wiss. Zool. **93**. — **Petrunkewitsch, A.** (1901): Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jb. **14**. — **Philiptschenko, J.** (1912): Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von Isotoma cinerea. Z. wiss. Zool. **103**. — **Platner, G.** (1888): Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biol. Zbl. 8. — **Reith, F.** (1937): Über die Determination der Keimanlage bei Insekten. Z. wiss. Zool. (A) **147**. — **Richards** and **Thomson** (1932): A contribution to the study of the genera Plodia and Ephestia. Trans. Cent. Soc. Lond. **80**. — **Ries, E.** (1937): Lebenszyklus und Arbeitsrhythmus von Zellen. Zool. Anz. **10**. — **Roonwal, M. L.** (1935): Fate of the embryonic membrans in insects. Current Sci. **4**. — **Schneider, K.** (1914): Die Entwicklung des Eierstocks und Eies von

Deilephila euphorbia. Arch. Zellforsch. **13**. — **Schölzel, G.** (1937): Die Embryologie der Anopluren und Mallophagen. Z. Parasitenkde **9**. — **Schwangart, F.** (1904): Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Z. wiss. Zool. **76**. — (1905): Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biol. Zbl. **25**. — (1906): Über die Beziehung zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei Endromis versicolor L. (Ein Beitrag zur Endothelfrage.) Sitzgsber. Ges. Morph. Phys. München. — **Schwartze, F.** (1899): Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Z. wiss. Zool. **66**. — **Sehl, A.** (1931): Furchung und Bildung der Keimanlage bei Ephestia. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **20**. **Seidel, F.** (1924): Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von Pyrrhocoris apterus. Ebenda **1**. — (1926/28/29): Die Determinierung der Keimanlage bei Insekten. Biol. Zbl. **46**, **48**, **49**. — (1929): Untersuchungen über das Bildungsprinzip der Keimanlage im Ei der Libelle Platycnemis pennipes. I—V. Roux' Arch. **119**. — (1936): Entwicklungsphysiologie des Insektenkeimes. Zool. Anz. **9**. — **Seiler, J.** (1914): Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. Zellforsch. **13**. — (1917b): Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Z. Abstammungslehre **18**. — (1920/21/22): Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I—III. Arch. Zellforsch. **15**, **16**. — **Seiler, J.** und **Haniel, C. B.** (1921): Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von Lymantria monacha. Z. Abstammungslehre **27**. — **Snodgraß, R. E.** (1928): Morphology and Evolution of the Insect Head and its Appendages. Smithson. Miscell. Collect. **81**. — **Strindberg, H.** (1913): Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei Myrmica rubra, unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Entodermfrage. Zool. Anz. **41**. — (1913): Embryologische Studien an Insekten. Z. wiss. Zool. **106**. — (1915): Zur Kenntnis der Hymenopterenentwicklung. Ebenda **112**. — (1915): Zur Eifurchung der Hymenopteren nebst einigen damit zusammenhängenden Fragen. Zool. Anz. **45**. — **Stuart, R. R.** (1935): The development of the mid-intestine in Melanoplus differentialis (Acridae: Orthoptera). J. Morph. a. Physiol. **58**. — **Thomas, A. J.** (1936): The embryonic development of the stick insect, Carausis morosus. Quart. J. microsc. Sci. **78**. — **Tichomirow, A.** (1879): Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. — (1892): Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschr. R. Leuckart, Leipzig. — **Toyama, K.** (1902): Contribution to the Study of Silkworms. Bull. Coll. Agric. Tokyo **1**. — **Tschuproff, H.** (1903): Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zool. Anz. **27**. — **Valette St. George, A.** (1897): Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. mikrosk. Anat. **50**. — **Voute, A. D.** (1935): Die Eientwicklung der Mehlmotte, Ephestia kühniella Z. bei konstanten und schwankenden Temperaturen. Z. angew. Entomol. — **Vöhringer** (1934): Zur Biologie der großen Wachsmotte (Galleria mellonella Lin.). Zool. Jb. **58**.

Lebenslauf

Am 2. Februar 1909 wurde ich in Münstermaifeld geboren. Ich bin das vierte Kind unter sechs Geschwistern. Mein Vater ist selbständiger Buchbindermeister und Buchhändler in Münstermaifeld. Von Ostern 1923 bis Ostern 1929 besuchte ich die Deutsche Oberschule in Aufbauform meines Heimatstädtchens. Nach bestandener Reifeprüfung Ostern 1929 widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften an der Universität in Bonn. Nach häufigen Unterbrechungen meines Studiums promovierte ich in Zoologie (bei Herrn Prof. Dr. Reichensperger) mit den Nebenfächern Botanik (bei Herrn Prof. Dr. Fitting) und Physik (bei Herrn Prof. Dr. Grebe) ebenfalls an der Universität Bonn.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig